

INSTITUT GÉNÉRAL PSYCHOLOGIQUE

MÉMOIRES

I

ATTRACTIONS & OSCILLATIONS

des Animaux marins

SOUS L'INFLUENCE DE LA LUMIÈRE

PAR

Georges BOHN

(Travail du Groupe d'Étude de Psychologie zoologique)

Sorti des presses le 20 avril 1905

AU SIÈGE SOCIAL, 14. RUE DE CONDÉ, PARIS, VIe





Travaux du Groupe d'Étude de psychologie zoologique

ATTRACTIONS & OSCILLATIONS
DES ANIMAUX MARINS
SOUS L'INFLUENCE DE LA LUMIÈRE

Recherches nouvelles relatives au phototactisme et au phototropisme (1)

Par M. Georges BOHN

Docteur ès sciences, Secrétaire du Groupe d'Étude de psychologie zoologique.

INTRODUCTION

> « Galilée et ses successeurs en finirent avec la psychologie de la nature morte. Il est à espérer que dorénavant les substances protoplasmiques ne se dirigeront plus par *curiosité* vers la source lumineuse. »
>
> Loeb.

Voir et être influencé par la lumière. — Sur les côtes du Boulonnais, au pied des falaises démantelées ou des dunes, se trouvent de gros blocs calcaires qui ne sont atteints par la mer que chaque quinze jours dans les grandes marées. Ces blocs proviennent de la rupture des bancs calcaires intercalés dans les argiles port-

(1) Après de nombreuses recherches préliminaires, effectuées depuis plusieurs années sous les auspices de l'Institut Général Psychologique, ce travail a été fait au laboratoire de Wimereux, de juillet à septembre 1904. Je suis heureux d'adresser ici mes remerciements à M. Giard, qui m'a accordé une si large hospitalité dans son laboratoire, et dont l'enseignement et les conseils m'ont été des guides précieux : les idées de l'illustre professeur

landiennes; ils ont la forme de prismes; la distance entre les deux faces parallèles ou bases varie entre o m. 5 et 2 mètres; les bases sont souvent des parallélogrammes, quelquefois des triangles, des pentagones, des hexagones irréguliers; les blocs sont donc des espèces de tables plus ou moins élevées et à formes variées, qui projettent souvent des ombres fort étendues. Les parois latérales présentent des fissures, les unes parallèles aux bases, les autres perpendiculaires; outre ces fissures, il y a des alvéoles qui résultent de l'ac-



Rochers supra-littoraux qui entourent le fort Mahon et sur lesquels vivent les littorines.

tion érosive de l'eau et qui sont surtout nombreux dans le voisinage des arêtes supérieures. Lorsque les blocs calcaires sont à sec, pen-

de la Sorbonne, en particulier celles sur le rôle de l'eau dans les phénomènes biologiques, m'ont conduit, comme on le verra, sans l'installation d'un matériel spécial de psychologie animale, à des acquisitions nouvelles et ayant une portée générale. Je tiens aussi à exprimer ma reconnaissance à M. Youriévitch, secrétaire général de l'Institut psychologique, qui a accueilli les résultats de mes recherches avec l'enthousiasme dont il fait preuve toutes les fois qu'il s'agit de tentatives dans des voies nouvelles, et d'après le rapport duquel le Conseil d'administration a décidé l'impression de cette étude : c'est pour moi un honneur, dont je sens tout le prix, d'inaugurer ainsi les mémoires de l'Institut général psychologique. Je ne veux pas oublier non plus quel dévoué concours m'a apporté M. Courtier, secrétaire de l'Institut psychologique, pendant la rédaction et l'impression des pages qui suivent.

dant les périodes dites de morte eau, toutes ces anfractuosités sont occupées par une multitude de mollusques gastéropodes, les littorines (*Littorina rudis*), rétractés dans leurs coquilles qui se trouvent fermées par l'opercule fixé sur le pied de l'animal. Pendant les grandes marées, sous l'influence du choc des vagues, les littorines sortent de leur torpeur et se mettent à ramper sur les rochers humides ; quelques-unes sont entraînées sur le sable environnant, en avant des rochers ou dans les couloirs qui les séparent, et regagnent assez rapidement les parois calcaires.

A ce sujet, j'ai fait de nombreuses observations dans les rochers adossés aux murs du fort Mahon à Ambleteuse et dans ceux qui forment, par leur accumulation, la pointe d'Audresselles. Des littorines placées sur le sable à quelques mètres des rochers se meuvent directement vers les rochers les plus élevés et les plus sombres.

Observation (fig. 1). — Sur une table de pierre T, qui s'élevait à peine au-dessus du sable, et qui présentait à sa surface des excavations et des rigoles remplies d'eau, j'ai disposé suivant la ligne *xy* une centaine de littorines. Ces mollusques, au lieu de se mouvoir suivant la direction des « rayons » du soleil, comme le voudrait la théorie classique du phototropisme, se sont mûs vers des rochers situés à une distance relativement considérable. Les trois rochers les plus proches, R_1, R_2, R_3, avaient respectivement pour hauteurs : 0 m. 30, 0 m. 50, 1 mètre ce dernier se trouvait à 1 m. 50 des littorines. C'est à celui-ci qu'on

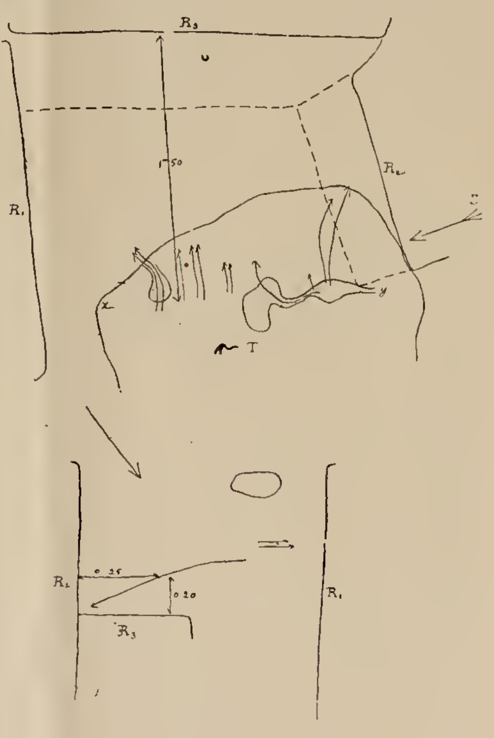


Fig. 1 et 2.

abouti toutes les trajectoires suivies par ces animaux ; abstraction faite de quelques incurvations imposées par le relief de la dalle de pierre, ces trajectoires étaient des lignes droites, parallèles entre elles dès l'origine et perpendiculaires à la paroi verticale et sombre du rocher R_3 ; seules, celles situées le plus près du rocher R_2 ont subi une légère déviation vers ce rocher.

Observation (*fig.* 2). — Dans un couloir placé entre deux rochers R_1 et R_2 et large de 0 m. 65, j'ai placé sur le sable un certain nombre de littorines. Celles-ci ont suivi des chemins perpendiculaires aux faces sombres de ces rochers, mais quelques-unes, celles situées dans le voisinage d'un troisième rocher R_3, placé en travers du couloir, ont suivi des chemins obliques, comme si elles étaient attirées à la fois par les deux rochers R_2 et R_3 et comme si elles suivaient la direction de la résultante des forces attractives.

Nota. — En remplaçant les rochers par des écrans de bois, d'étoffe, de papier, on obtient les mêmes résultats. Ce sont donc les formes ou les ombres qui interviennent ici, et non les odeurs.

En présence de ces faits, on est presque infailliblement porté à attribuer aux littorines tous les éléments de la conscience supérieure, à savoir, la *perception*, la *volonté* et le *sentiment*. Les littorines semblent en effet avoir une *perception visuelle* des objets qui les entourent, reconnaître les rochers à une assez grande distance ; elles seraient capables de diriger leurs mouvements vers ces rochers, sachant y trouver un *sentiment de bien-être*. Les littorines se comporteraient comme nous autres, hommes. De même que la vue d'un paysage éveille en nous tout un monde de sensations, de jugements... de sentiments, de même la vue des rochers sur lesquels les littorines ont l'habitude de vivre déterminerait en ces mollusques toute une vie psychique. Voilà du moins à quoi on est entraîné en employant dans le cas des littorines le verbe « voir » , l'adjectif « visuel ».

Mais *a-t-on le droit* d'admettre, comme un axiome, même l'existence de sensations chez un animal et d'envisager les mouvements observés chez lui comme incités par ces sensations ? Telle est la question posée nettement par Nuel dans un livre récent remarquable, *la Vision* (**04**). Non, répond-il, ce serait partir de deux suppositions gra-

tuites; et précisément il montre, par de nombreux exemples, que les mouvements visuels en apparence les plus « volontaires » doivent être envisagés comme des conséquences de processus physiologiques, c'est-à-dire physiques, et *non comme étant suscités par des états de conscience.*

Dans ce mémoire, je décrirai des faits sans les expliquer, et je me garderai bien de dire que chez les littorines les états de conscience n'existent pas et n'interviennent pas. *Je ne sais pas*, je ne nie ni n'affirme rien.

C'est pourquoi je n'emploie pas des mots qui impliquent une interprétation psychologique. J'exclus le mot « voir », qui suppose généralement « une distinction visuelle et une représentation visuelle et psychique des objets », car je ne suis pas en droit d'affirmer que cette distinction, cette représentation existe, car d'ailleurs il n'est pas nécessaire d'invoquer cette distinction, cette représentation pour expliquer la plupart des mouvements dirigés des animaux littoraux.

Le fait que la lumière provoque des mouvements chez les animaux n'implique pas forcément des sensations visuelles; un animal peut *être influencé par la lumière* et ne pas *voir*. Le mot *voir* entraîne avec lui une *interprétation* des phénomènes que l'on a observés, interprétation qui peut être fautive.

En 1890, Willem (**90**) a consacré tout un mémoire, fort intéressant, sur la vision des gastéropodes; il y a beaucoup d'interprétations psychologiques dans ce mémoire.

Le fait qu'un escargot ne vient pas butter contre un bâton noir indiquerait que ce mollusque voit le bâton noir. « Les expériences de Leuchs (1820), dit-il, établissent que les hélices peuvent *voir* un petit bâton noir qu'on leur présente à une distance de 4 à 9 millimètres. Ces expériences ont été répétées par Steinfensand (1825) et par J. Müller (1845), toujours avec succès. Steinfensand ajoute que ces animaux heurtent, au contraire, presque toujours contre un morceau de verre ou un miroir..... Lespès, en 1844, répète les expériences de Leuchs avec un petit bâton noir et en effectue quelques autres, qui le conduisent à formuler la conclusion suivante: à une lumière faible, les hélices aperçoivent un objet volumineux à la

distance de 6 centimètres environ; avec la lumière vive, la distance diminue jusqu'à 4 ou 8 millimètres. » Je montrerai, au cours de ce mémoire, que cette conclusion n'est pas forcée, qu'elle peut être inexacte, mais *je me garderai bien de substituer une autre interprétation, purement mécanique par exemple, à l'interprétation psychologique.*

Dans un travail du genre de celui que j'ai entrepris, il faut, je crois, éviter tout autant de tomber dans l'erreur mécanique que de tomber dans l'erreur psychologique.

L'erreur psychologique. — Cette erreur réside par exemple dans le fait d'admettre, chez les animaux, les qualités psychiques humaines sur la foi d'observations qui, au fond, dénotent tout simplement que la lumière provoque chez eux des mouvements et rien de plus (Nuel).

Elle a été réalisée *au maximum* par R. Dubois, qui a peuplé de nos sensations, non seulement les organismes inférieurs, mais encore des fragments de ces organismes, tel que le siphon des lamellibranches.

Dans un travail très discuté, *Anatomie et Physiologie comp. de la pholade dactyle*, R. Dubois (**92**) a en effet étudié les contractions musculaires du siphon d'un lamellibranche dépourvu d'yeux, la pholade, provoquées par des éclairements plus ou moins intenses et de teintes variées. La musculature est constituée par une couche musculaire superficielle et par un gros muscle longitudinal situé dans la profondeur. Pour Dubois, la lumière excite toutes les cellules épithéliales et, par leur intermédiaire, par continuité de substance, les cellules musculaires superficielles; ce système myo-épithélial est le *système avertisseur* de Dubois; provoquée ainsi en un point du muscle superficiel, l'excitation se propage dans le muscle de proche en proche; mais la contraction du muscle superficiel excite mécaniquement une couche nerveuse sous-jacente, qui, à son tour, sollicite, par acte réflexe, la contraction du muscle profond. Nuel, qui résume ainsi le travail de Dubois, s'élève vivement contre la tendance « psychologante » de l'auteur. Non seulement Dubois suppose des sensations lumineuses chez la pholade, mais il dit encore : « La sensation d'inten-

sité lumineuse dépend de l'amplitude de la contraction dermatoptique du système avertisseur, tandis que la sensation chromatique résulte de la vitesse plus ou moins grande de cette contraction » ; la sensation serait *latente* ou bien *perçue ;* la perception serait *inconsciente* ou *consciente !* Nuel conclut en dénonçant le procédé de Dubois comme « archifautif (1) » : « Dubois, dit-il, commence par supposer des sensations, puis il emploie des termes psychologiques dans de nouvelles acceptions, ce qui, néanmoins, ne l'empêche pas de les employer ensuite dans leur première signification. »

Je présenterai la critique du travail de Dubois d'une autre façon, peut-être plus saisissante. Dubois a : 1° recherché les intermédiaires organiques entre les éléments qui reçoivent les excitations du milieu extérieur et les éléments qui effectuent les mouvements ; 2° considéré que certains de ces intermédiaires se comportent comme les cellules pyramidales situées dans l'écorce du cerveau humain... On ne peut pas reprocher à Dubois d'avoir recherché les voies de conduction organiques, et même de s'être trompé, comme l'insinue Nuel ; il suffit de lire les publications récentes sur le neurone et les neurofibrilles (voir NAGEOTTE, **05**) pour se rendre compte de la difficulté de semblables recherches. Mais on peut, on doit reprocher à Dubois une identification fonctionnelle très hasardée.

Dans le présent mémoire je repousserai toute identification de ce genre, et je ne dirai rien quant aux *voies de conduction organiques*, car je ne suis arrivé à *aucune certitude* à ce sujet, car il est presque impossible d'arriver, pour le moment, même à une simple *probabilité.*

Je ne nie pas l'*intermédiaire nerveux*, *il n'est pas niable.* Mais ne connaissant cet intermédiaire, ni au point de vue biologique, ni au point de vue psychologique, je me contente de décrire seulement les *corrélations que j'ai déterminées entre les excitations périphériques et les mouvements correspondants*, et j'espère que le lecteur

(1) Dans une note récente à la *Société de biologie* (De la psycho-biologie comparée, 25 février 1905), Nuel confirme cette opinion ; mais, pour consoler sans doute Dubois, il fait observer que ce procédé archifautif n'est pas propre à Dubois et qu'il a été également usité par les auteurs les plus marquants (Leydig, Forel...).

constatera que cette étude est nécessaire et ne manque pas d'un certain intérêt.

L'erreur vitaliste. — L'erreur psychologique peut être mise en parallèle avec l'erreur vitaliste. Le mot « vie » est un mot dont il faut se méfier au même titre que le mot « voir » ; appliqué à certaines manifestations des minéraux, il n'explique rien, au contraire, comme le mot « voir », employé à propos de certaines réactions des animaux inférieurs, n'explique rien.

R. Dubois, précisément, dans son travail sur la pholade, est tombé dans l'erreur vitaliste. Je reproduirai ici une partie de la critique, sévère mais juste, que W. Giesbrecht a fait paraître dans les *Mitteilungen* de Naples.

« Dans son travail sur *Pholas*... Dubois émet l'opinion que le cytoplasma producteur de la substance lumineuse doit être distingué de celle-ci et que la luminosité du produit est indépendante de la vie de la cellule sécrétante. Ses expériences mettent le fait hors de doute. Des exemplaires de *Pholas* desséchés depuis deux mois, puis placés pendant un quart d'heure dans l'air sec à une température de 120° C., luisent quand on les imprègne d'eau; des morceaux de siphon de pholade desséchés sur la craie pulvérisée, puis traités par l'alcool et l'éther et desséchés de nouveau, rendent pendant longtemps lumineuse l'eau dans laquelle on les plonge. Après de pareilles expériences, qui pourrait douter de l'absence de toute vitalité de la substance lumineuse ? qui refuserait d'admettre la nature purement physique ou chimique de la luminosité ? qui ne tiendrait ces conclusions pour évidentes, quelles que soient d'ailleurs les conditions ultérieures qui peuvent augmenter, affaiblir ou même anéantir la production de la lumière ? mais *c'est peut-être l'évidence même de la conclusion qui a empêché Dubois de la formuler.*

« Tandis que, dans son mémoire sur les élatérides, Dubois déclarait que la luminosité est un processus physico-chimique, ses expériences sur la pholade l'amènent à proclamer, au contraire, qu'il s'agit d'un phénomène physiologique et vital.

« L'eau lumineuse, obtenue par le traitement décrit ci-dessus et filtrée sur porcelaine sans perdre sa luminosité, contient des gouttelettes d'où part la lumière et dont la propriété lumineuse peut être inhibée ou détruite par toutes les causes qui inhibent ou détruisent l'activité du protoplasma. De là Dubois conclut que ces gouttelettes (vacuolides) sont du protoplasma vivant, que leur luminescence est un processus vital et même un acte respiratoire, puisqu'elles ont besoin d'oxygène. Mais luire est pour elles exhaler le dernier soupir : *l'oxygène*, dit Dubois, dans sa note sur *Orya, permet la respiration des corpuscules protoplasmiques passant de l'état colloïdal à l'état cristalloïdal, c'est-à-dire de la vie à la mort !*

« Dubois oublie que, pour obtenir l'émulsion lumineuse qui lui paraît réagir comme un protoplasma vivant, il a chauffé la substance animale à 120° C. et qu'il l'a complètement déshydratée. Or, la substance lumineuse a gardé après ce traitement son pouvoir lumineux alors que tout protoplasma mis en pareille condition perd irrévocablement son activité. Il ne peut donc être question d'une *identité* entre le protoplasma et la matière lumineuse dans leur manière d'être en face des réactifs.

« ... *Les vues de Dubois* sur la substance lumineuse considérée comme un protoplasma vivant et sur la luminosité considérée comme une propriété analogue à l'assimilation et à la contractilité *ne méritent donc plus aucun crédit*, et l'on ne peut pas plus les accepter qu'on ne peut être d'accord avec l'auteur quand, entrant dans le courant d'idées que E. du Bois-Reymond a appelé néo-vitaliste, après avoir constaté l'impossibilité où nous sommes actuellement de donner une formule chimique précise de la réaction lumineuse, il reprend à son compte l'opinion surannée qu'*il existe une mécanique spéciale aux êtres vivants qu'il ne faut pas confondre avec la mécanique chimique ou physique des corps bruts*, ce qui revient à *refuser tout droit à l'existence d'une chimie physiologique et d'une physique biologique.* »

Il y a là une tendance réactionnaire des plus facheuses, comme l'a indiqué d'une façon si nette Anna Drzewina, à propos des idées de Reinke, dans une courte étude sur la finalité en biologie (**05**), et, moi aussi, après la lecture du mémoire de Dubois sur la pholade, où le siphon de ce mollusque est peuplé de nos sensations, où les vacuolides sont douées de toutes les propriétés de la « vie », j'ai pensé aux rêveries fantastiques de Van Helmont : « l'âme pensante et immortelle au sommet ; au-dessous l'âme sensitive et mortelle ayant pour ministre l'*archée* principal, siégeant à l'orifice de l'estomac ; au-dessous enfin des agents subalternes, les *blas* ou *vulcains*, placés dans chaque organe et en dirigeant le mécanisme. »

L'anthropomorphisme. — Si j'ai insisté sur la critique des travaux de Dubois, c'est qu'en France, où on est en général peu au courant du mouvement scientifique à l'étranger, on pourrait être tenté, voulant faire de la biologie comparée, d'imiter Dubois. Or, Dubois n'a pas fait, à proprement parler, de biologie *comparée*, car comparer les animaux inférieurs et les animaux supérieurs ne consiste pas à attribuer à priori aux animaux inférieurs toutes les qualités psychiques de l'homme. Qui veut faire de la biologie comparée

ne doit pas peupler les organismes inférieurs de nos sentiments, de nos pensées, ne doit pas les considérer comme des machines dirigées par une volonté semblable à la nôtre, en un mot ne doit pas faire de l'*anthropomorphisme*.

La réaction contre l'anthropomorphisme, commencée il y a quinze ans à l'étranger, y a déterminé une véritable révolution dans les esprits; révolution dont Nuel retrace d'une façon saisissante les diverses phases, et dont j'ai rendu compte d'après lui de la façon suivante (**05** *b*) : « Loeb le premier, en 1890, engage la lutte, s'attaquant à un évolutionniste de marque, au disciple le plus illustre de Darwin, à Romanes. Celui-ci pense que, si les insectes sont attirés par la flamme d'une bougie, c'est qu'ils ont la *curiosité*, le *désir* d'explorer un objet nouveau ; que, s'ils ne se dirigent pas vers la lune, c'est que celle-ci est pour eux un objet connu; Loeb rappelle à ce sujet qu'avant Galilée les corps pesants cherchaient leur lieu, et il ajoute : « Galilée et ses « successeurs en finirent avec la psychologie de la nature morte, il est « à espérer que dorénavant les substances protoplasmiques ne se diri- « geront plus *par curiosité* vers une source lumineuse. » Loeb avait raison, et certes, entre Romanes, qui voyait dans les animaux une intelligence analogue à celle de l'homme, et le sauvage qui voit des dieux dans le soleil et le feu, il n'y a pas de différence essentielle. Pour Loeb, les phénomènes « psychiques » sont des réactions qui résultent de la « mémoire associative ». De même pour Bethe, au début (1898), mais celui-ci n'a pas tardé à abandonner ce qualificatif de « psychique », qui éveille malgré lui l'idée de « conscience ». Bethe, Uexkull (1900) renoncent à l'hypothèse de l'âme des animaux, qui ne peut avantager nos connaissances, qui ne donne lieu qu'à des confusions, et Uexkull déclare catégoriquement que, *pour le biologiste, il ne saurait y avoir de psychologie animale*. En même temps, Bethe, Uexkull se rangent à l'avis de Th. Beer, qui pense que, pour rompre définitivement avec les anciens errements, il faut créer une nomenclature nouvelle, « objectivante », et abandonner tous les termes du langage psychologique, anthropomorphique. »

Si la réaction contre l'anthropomorphisme a été exagérée par certains, comme par le docteur Nuel, elle a toujours été féconde. Ce sera

le grand titre de gloire de savants tels que Loeb, Bethe, Uexkull, Th. Beer, Ziegler, d'avoir combattu le « péril anthropomorphique », péril que j'aurais imaginé d'après R. Dubois. En raillant le péril anthropomorphique, dans sa note à la Société de biologie du 4 février dernier (**05**), Dubois raille en réalité Loeb et Th. Beer, et il est fort triste pour le bon renom des savants français que Dubois ait révélé son ignorance complète de la question. Le savant professeur de Lyon se fait une conception bien singulière de l'anthropomorphisme; pour lui, quand on combat l'anthropomorphisme, c'est que l'on pense : 1° que l'homme n'est pas un animal; 2° que les fonctions fondamentales ne sont pas générales, communes à tous les animaux et même aux végétaux dans la majorité des cas; 3° que la physiologie évolue à tort du côté de la physique, de la chimie et de mécanique générale Dubois paraît ignorer que ceux qui combattent l'anthropomorphisme cherchent à expliquer les mouvements des animaux en invoquant comme seules prémisses « l'irritabilité,... la contractilité, c'est-à-dire *uniquement* les propriétés fondamentales de la matière vivante, *animale ou végétale*, propriétés dans lesquelles personne ne voit plus aujourd'hui des manifestations psychiques » et qui sont « de simples manifestations cinétiques de la matière vivante, c'est-à-dire la résultante de phénomènes mécaniques et chimiques, liés entre eux et au cosmos par les lois de la conservation de l'énergie ». Ces citations de Nuel rassureront peut-être Dubois, qui, d'ailleurs, avait mauvaise grâce à s'inquiéter, lui qui, d'après Giesbrecht (*loc. cit.*), a repris à son compte l'opinion surannée qu'il existe une mécanique spéciale aux êtres vivants, qu'il ne faut pas confondre avec la mécanique chimique ou physique des corps bruts, qui refuse en somme tout droit à l'existence d'une chimie physiologique et d'une physique biologique. Mais les contradictions n'effraient pas Dubois (1).

(1) De Giesbrecht également (*loc. cit.*) : « Grand serait l'embarras de quiconque essaierait de résumer les résultats de ses dix dernières années de recherches sur toute une série d'animaux phosphorescents, car, pendant ce laps de temps, Dubois a fréquemment changé d'idées sur les causes de la luminosité, et il ne semble pas que ses *fluctuations* et ses *errements* aient enfin trouvé dans son travail sur la pholade une solution rationnelle et une conclusion satisfaisante. »

L'erreur mécanique. — Pour éviter de tomber dans l'erreur anthropomorphique, il ne faudrait pas tomber non plus dans l'erreur opposée, l'erreur mécanique, et considérer, par exemple, qu'une littorine qui se meut vers une surface d'ombre est de tous points comparable à un morceau de fer attiré par un aimant, ou même à une machine étudiée en mécanique. On a comparé souvent l'être vivant à une machine. Ces comparaisons sont dangereuses, comme je l'ai indiqué (**05** *b*) : « Si l'on voulait comparer la machine vivante à une machine non vivante, il faudrait au moins faire la distinction suivante : Les machines construites par l'homme sont de deux sortes : dans la plupart, toutes les pièces sont constituées par une substance rigide, non déformable, et les mouvements ne dépendent que de l'agencement des organes ; dans certaines, il y a des pièces de deux natures, les unes rigides, non déformables, les autres élastiques (ressorts, courroies, etc.) et les mouvements dépendent non seulement de l'agencement des organes, mais encore des propriétés de ces organes (compression, élasticité, etc.). Dans la machine animale, il faut également tenir compte, en outre des connexions, des propriétés des divers organes (élasticité, excitabilité, contractilité). En conséquence, les mouvements nouveaux, les « instincts » nouveaux, peuvent, ou bien résulter de *connexions nouvelles entre les organes*, ou bien résulter simplement d'un *état nouveau de la matière qui constitue les organes*. L'étude des connexions nouvelles est du domaine de la kinétogénèse, de l'automorphose ; l'étude des modifications chimiques des organes relève de la physiogénèse, de l'allomorphose. » Il résulte de ceci qu'il n'est pas plus logique de comparer un animal inférieur à une machine que de le comparer à un homme. L'idéal serait de tenir compte de toutes les connexions, de tous les états chimiques... ce qui est bien difficile à réaliser dans l'état actuel de la science !

Le langage psychologique. — Voici l'opinion d'un médecin (1), du docteur Sollier, sur le « langage psychologique » (**04**) :

(1) J'ai fait souvent appel aux médecins pour défendre les idées qui me sont chères ; ainsi, quand j'ai combattu l'emploi *inconsidéré* des poisons en physiologie, j'ai fait appel à l'opinion d'un maître éminent, le docteur Huchard (voir une thèse de médecine sur les *dyspnées toxi-alimentaires*, 1898) ; si tous les médecins n'ont pas l'esprit scientifique,

« Quoique la psychologie aspire à prendre rang dans les sciences naturelles, comme branche de la physiologie et, d'une façon générale, de la biologie, il faut convenir que le langage psychologique n'est guère en rapport avec cette prétention. On ne saurait imaginer plus d'impropriété dans les termes, plus d'imprécision dans les définitions, plus de subjectivisme, d'anthropomorphisme dans les expressions, plus d'oubli dans les liens qui unissent le phénomène psychologique à son substratum anatomique et physiologique. On doit reconnaître d'ailleurs que ceux-là même qui font de la psychologie objective et expérimentale n'échappent pas toujours à ce langage vicieux, tant est grande l'habitude que nous avons d'employer des mots dont la définition nous est presque impossible et qui correspondent à quelque chose que tout le monde connaît d'une façon vague, mais qu'il croit très nette. Tels sont les mots de *conscience*, *volonté*, *esprit*, *représentation*, *émotion*... La confusion qui règne dans le langage psychologique tient pour la plus grande part à ce que, au lieu d'étudier les phénomènes psychologiques d'une façon objective, à la manière de tous les phénomènes de la nature, on les examine à un point de vue essentiellement subjectif. Au lieu de *se borner à noter les rapports de succession des phénomènes, comme nous les enregistrons en physiologie, pour en déduire les rapports de causalité*, nous partons presque toujours d'un point de vue doctrinal préconçu, spiritualisme, matérialisme, dualisme, monisme, parallélisme... ou bien nous cherchons à tout subordonner à un phénomène dominant : sensualisme, idéalisme, associationnisme. Il est sans doute beaucoup plus facile de jongler avec des mots qu'on prend pour des choses que d'exprimer tout simplement le rapport exact ou possible et vraisemblable entre un phénomène et son substratum matériel et organique. »

Conclusions. — J'ai *essayé* dans ce mémoire de ne pas tomber dans les erreurs que je viens de signaler. Mes *intentions* ont été les suivantes :

beaucoup l'ont au contraire, car c'est le plus souvent dans l'étude des animaux supérieurs et de l'homme qu'on se rend le mieux compte du « péril anthropomorphique », plus dangereux là qu'ailleurs.

1° Se borner à décrire les réactions des animaux ;

2° Préciser le déterminisme des expériences *autant que possible*, en tenant compte aussi bien des variations du milieu intérieur que de celles du milieu extérieur, aussi bien des causes passées que des causes actuelles ;

3° Éviter l'idéalisation des faits, l'anthropomorphisme, la psychologie, la philosophie ;

4° Employer le langage purement objectif ;

5° Ne pas assimiler un animal à une machine inanimée ;

6° Ne pas généraliser les faits observés à tous les animaux ;

7° Séparer nettement l'interprétation des faits de l'exposé de ces faits et, dans ce domaine, n'admettre que des hypothèses faciles à vérifier.

PREMIÈRE PARTIE

LES FAITS

CHAPITRE PREMIER

LES LITTORINES

§ 1. — Les littorines et le milieu extérieur.

Espèces étudiées. — J'ai étudié les trois espèces suivantes, très communes sur les côtes du Boulonnais (1) :

1° La *Littorina rudis* Donavan : coquille jaunâtre, à tours de spire convexes bien distincts les uns des autres, à striation bien marquée ; longueur : 12 millimètres ;

2° La *Littorina littorea* Linné, vulgairement vignot, alikruik ; coquille brûne ou noirâtre, à tours de spire ne faisant pas saillie les uns sur les autres, à striation très fine ; ouverture plus arrondie ; longueur : 15-25 millimètres ;

3° La *Littorina obtusata* Gmelin (*L. littoralis* Pennant) ; coquille presque globuleuse, à spire aplatie ; longueur : 14 millimètres.

Habitats. — Ces diverses espèces vivent sur le littoral, à des

(1) Nouvelle nomenclature (Dautzenberg) ; description de Lameere (Faune de Belgique.)

niveaux différents. Il est assez important, comme on le verra dans la suite, de *définir exactement ces niveaux*.

1re *zone*, atteinte seulement par l'eau dans les grandes marées : *z. des lichens.*

Gros blocs calcaires (décrits p. 1), recouverts de lichens et quelfois, à la base, de balanes et patelles. Pas d'algues. Des lygies et des *Littorina rudis.*

2e *zone*, où se balance le niveau supérieur de l'eau dans les périodes de morte eau : *z. des Fucus platycarpus.*

a) En beaucoup de points de la côte, pierres plates, soulevables, plus ou moins ensablées, recouvertes de balanes, de *Fucus platycarpus* et d'ulves. Il y a une sorte de balancement entre le développement des *Fucus* et celui des ulves ; ces dernières algues prédominent en particulier dans les endroits envahis par le sable. Sous les pierres, des sphéromes (près des estuaires) et des *Littorina littorea*, à coquilles blanches ou à peine colorées. Parmi les algues, *Litt. littorea* à coquilles foncées et *Litt. obtusata.*

b) A la pointe d'Audresselles, gros blocs calcaires isolés reposant sur le sable, couverts de balanes et de patelles, avec ci et là des ulves.

c) A la pointe aux Oies, blocs calcaires, avec balanes, patelles, quelques ulves et beaucoup de *Fucus*, reposant sur un banc argilo-calcaire, plus ou moins érodé, avec flaques d'eau.

3e *zone*, découvrant à peine dans les périodes de morte eau : *z. des Fucus serratus.*

a) A la pointe d'Audresselles, massifs de rochers très découpés, formant soit des *tables élevées*, séparées par des fentes, des ravins, des anfractuosités, soit des *tables surplombantes*, bordées par des moules, couvertes de quelques balanes et patelles. Les *Fucus serratus* et les ulves sont en proportions variables. Parmi les moules, des *Purpura* noirs, des *Littorina littorea*, de grande taille et de teinte foncée ; au-dessous, dans les fentes, des *Litt. littorea* de taille moyenne et foncées, et quelques petites *Litt. obtusata.*

b) A la pointe aux Oies, de vastes bancs calcaires stratifiés forment de grandes surfaces planes, avec quelques érosions et des

gradins; au niveau de ceux-ci, des blocs et pierres facilement renversables. Des prairies de *Fucus serratus* ; par place les ulves prédominent. Aux niveaux supérieurs, sous les pierres, *Littorina littorea* de grande taille et de teinte foncée ; aux niveaux moyens, surtout parmi les algues, *Litt. obtusata*, taille maxima ; aux niveaux inférieurs quelques troches sous les pierres et des *Litt. obtusata*, petite taille.

4e *zone*, ne découvrant que dans les grandes marées : *z. des laminaires.*

Même disposition que dans la zone précédente, Audresselles et pointe aux Oies, mais laminaires, ascidies, éponges, ni balanes, ni patelles, ni littorines ; sous les pierres, troches aux niveaux supérieurs.

Les trois espèces de littorines correspondent assez exactement aux trois premières zones :

1re zone. — Lichens. *Littorina rudis.*

2e zone. — *F. platycarpus. L. littorea.*

3e zone. — *F. serratus. L. obtusata.*

Oscillations de la mer. — Les oscillations de la mer se font inégalement sentir dans les diverses zones que je viens de caractériser.

Il importe, tout d'abord, de *définir exactement ces oscillations.*

Le niveau de l'eau est mesuré en décimètres au-dessus du niveau des plus basses mers dans le port de Brest ; il subit deux sortes d'oscillations : il y a des oscillations qui durent en moyenne treize heures, ce sont les oscillations mêmes du niveau de la mer, c'est-à-dire *les hautes et basses mers* ; il y a en outre des oscillations qui durent en moyenne quatorze jours, ce sont les oscillations du niveau des hautes mers, du niveau des basses mers, c'est-à-dire *les périodes de grande marée* (hauteur supérieure à 80) *et de morte eau* (hauteur inférieure à 80).

Le tableau suivant indique les hauteurs maxima auxquelles a monté chaque jour la mer sur les côtes du Boulonnais pendant la durée de mes observations.

Grande marée.	25 juin- 2 juillet 1904.	Max. : 85, les 28-30 juin.	Basse mer : 12
Morte eau .	3 août- 8 août	Min. : 70, le 6 août	
Grande marée.	9 août-17 août	Max. : 92, les 13-14 août.	Basse mer : 6
Morte eau . .	18 août-23 août	Max. : 71, les 20-21 août.	
Grande marée.	24 août-31 août	Max. : 86, le 28 août	Basse mer : 12
Morte eau . .	1 sept.- 6 sept.	Min. : 70, le 4 sept.	
Grande marée.	7 sept.-15 sept.	Max. : 94, le 12 sept.	Basse mer : 4
Morte eau . .	16 sept.-21 sept.	Min. : 68, les 18-19 sept.	
Grande marée.	22 sept.-30 sept.	Max. : 86, les 25-27 sept.	Basse mer : 11

1re *zone.* — Les rochers de la 1re zone, dits *supra-littoraux*, ne reçoivent l'eau de mer que dans les périodes de grande marée, et chaque jour seulement pendant quelques heures : les rochers les plus inférieurs peuvent être complètement submergés, mais les rochers supérieurs ne sont le plus souvent qu'éclaboussés par les vagues pendant un ou deux jours et une ou deux heures chaque fois. En moyenne, les rochers de cette zone restent complètement à sec une semaine sur deux; lorsqu'ils sont fortement insolés, comme cela a eu lieu pendant le mois d'août 1904, la dessiccation peut être extrême; les *Littorina rudis* subissent cette dessiccation : les coquilles s'operculisent et l'immobilité peut être absolue pendant sept jours; l'absence d'algues s'explique aisément.

2e *zone.* — Elle correspond à peu près au balancement de la mer pendant les périodes de morte eau; les pierres plates couvertes de *Fucus platycarpus* peuvent rester découvertes pendant huit heures consécutives et subir, quand ces heures coïncident avec le milieu du jour, une dessiccation très prononcée, mais de courte durée, puisque la mer ne tarde pas à revenir ; parfois, les *Fucus* ne conservent aucune humidité; dans les endroits sableux et humides, les ulves, au contraire, dominent et ne se dessèchent pas; les *Littorina littorea*, qui trouvent protection dans les lieux les plus humides, mais surtout les *Littorina obtusata*, qui habitent dans les *Fucus*, peuvent participer à la dessiccation.

3e *zone.* — La dessiccation y est moindre encore et ne peut guère se faire sentir que dans les périodes de grande marée, où cette zone découvre largement.

Influences périodiques subies par les animaux littoraux. — La plupart des animaux littoraux, comme les littorines, subissent une double influence périodique : celle des oscillations rythmiques de la mer et celle de la succession du jour et de la nuit : la première influence paraît l'emporter beaucoup sur la seconde ; cela n'est pas fait pour surprendre celui qui s'est rendu compte, à la suite des travaux de Giard, de l'importance de l'eau dans la production des phénomènes biologiques, et je suis arrivé à cette conclusion, *qui s'impose* d'ailleurs : pour comprendre les manifestations des animaux marins littoraux, il est absolument nécessaire d'avoir présent à l'esprit que ces animaux, dans les conditions habituelles d'existence, subissent des alternatives régulières de dessiccation et d'hydratation.

Le rythme suivant lequel se succèdent les dessiccations n'est pas le même dans les divers habitats. Dans la 1re zone, la période rythmique est de 14 jours ; dans la 2e zone, elle est de 13 heures.

Fonctionnement spécial des littorines supra-littorales. — Les littorines qui, comme la *Littorina rudis*, vivent sur les rochers supra-littoraux se trouvent dans des conditions tout à fait spéciales, desquelles dépend leur fonctionnement, et qui influent manifestement sur leur organisation.

L'existence de ces mollusques se compose d'une alternative régulière de périodes de *vie active dans l'air humide* (grandes marées) et de périodes de *vie ralentie*, *en milieu confiné*, à l'intérieur de la coquille operculée (mortes eaux).

Pendant les périodes de morte eau, sous l'influence de la dessiccation, les littorines s'enferment dans leurs coquilles et restent parfois immobiles dans les anfractuosités des rochers pendant huit, dix jours ; mais, pendant les grandes marées, lorsque la mer atteint de nouveau les rochers, sous la double influence du choc des vagues et de l'imprégnation par l'eau des tissus de l'animal, les littorines sortent de leur torpeur, quittent les fissures et les alvéoles, se mettent à ramper sur les rochers humides, se nourrissent des lichens qu'elles rencontrent ; mais, cette période d'activité vitale, qui coïncide avec le retour de la mer, est de courte durée : bientôt, ces animaux subissent de nouveau la dessiccation.

Ce genre de vie, si particulier, paraît avoir un retentissement sur la croissance, la pigmentation, la reproduction. 1° Les littorines restent de petite taille, et cela surtout dans les habitats qui subissent des dessiccations plus prolongées; 2° les coquilles présentent une variété de coloration très remarquable (rouge, jaune, blanc, brun, noir, fond brun ou noir rayé de jaune ou de rouge, fond brun ou noir moucheté de blanc); 3° le développement s'effectue tout entier dans l'oviducte. A ce sujet, le docteur V. Willem, de l'Université de Gand, dans ses belles recherches sur l'anatomie et l'embryogénie des littorines, s'exprime ainsi : « Le phénomène que je signale chez les littorines (la viviparité des espèces terrestres et la condensation graduelle de l'embryogénie dans la série des diverses espèces de ce genre et aussi de *Lacuna*) n'est qu'un cas particulier d'une loi énoncée par Giard. Le professeur Giard en cite, en dehors des mollusques, de nombreux exemples, parmi lesquels celui des *Palaemonetes varians* est particulièrement intéressant, puisqu'on voit dans cette espèce la condensation s'établir actuellement, la forme de Wimereux (marine) ayant un développement plus explicite que la forme de Naples (eaux douces). Chez les formes des eaux profondes, qui deviennent littorales et qui sont soumises momentanément à la respiration presque aérienne, la condensation embryogénique apparaît aussi. » (*Bull. Acad. de Bruxelles*, 3ᵉ s., t. XXIX, janv. 1895, p. 81.)

J'insiste à dessein sur ces faits si curieux, qui appartiennent sans conteste au domaine biologique, car j'aurai à montrer dans la suite que les conditions de milieu agissent parallèlement sur les mouvements mitotiques (parthénogénèse, etc.) et sur les mouvements musculaires (tropismes, tactismes), et qu'il peut paraître singulier d'employer des explications psychologiques dans un cas et des explications biologiques dans l'autre.

Action de l'eau sur les littorines. Résistance à la dessiccation. — L'eau agit sur les littorines mécaniquement et chimiquement.

1° *Action du choc des vagues et des secousses en général.* — En agitant des littorines inertes, on peut, même en milieu sec, déterminer leur activité; mais pour cela il y a des périodes et des heures

plus favorables que les autres. Si on a isolé un lot de ces mollusques depuis un certain temps *dans un laboratoire*, on constate aisément qu'aux heures où la mer est basse il faut secouer beaucoup plus longtemps qu'aux heures où la mer est haute. *Les périodes d'inertie correspondent aux périodes de dessiccation dans la nature.* Ceci s'applique aux diverses espèces de littorines.

2° *Action de l'humidité.* — En milieu humide, l'inertie est vaincue plus facilement par les secousses qu'en milieu sec : des littorines se trouvent sur un caillou dont une partie est humide et l'autre sèche ; en secouant le caillou, les littorines de la partie humide se mettent en branle avant les autres.

Si l'on verse de l'eau dans un récipient contenant des littorines, sans produire aucune secousse, les réactions immédiates sont peu prononcées, alors qu'il suffit de secouer pour obtenir une mise en branle générale.

3° *Résistance à la dessiccation.* — Le 5 août, j'ai recueilli sur les rochers supra-littoraux d'Audresselles un très grand nombre de *Littorina rudis* complètement desséchées, et je les ai placées dans des tubes fermés contenant de l'air parfaitement sec ; chacun des jours suivants, j'ai débouché quelques tubes et soumis à l'agitation et à l'humidité les littorines qui y étaient contenues ; la proportion des individus qui ont repris la vie active a diminué progressivement :

	Pour 100
	—
6 août	100
8 août	45
10 août	40
11 août	25
12 août	0

Or, le 9 août, la mer revenait couvrir des rochers qui étaient à sec depuis le 3 août.

Les littorines des zones inférieures résistent beaucoup moins à la dessiccation.

Influence de l'insolation sur les littorines. — L'insola-

tion excite tout d'abord les mouvements des littorines, qui ont lieu beaucoup plus rapidement à la lumière qu'à l'ombre (parfois deux fois plus vite), mais, assez rapidement, à cette excitation succède une inhibition qui dure un certain temps, même après la suppression de la cause. *La lumière a une action d'autant plus excitante que l'animal* vient *de sortir, sous l'influence de l'hydratation, d'une période plus longue de vie confinée.*

Cette simple observation est fondamentale pour la compréhension des phénomènes étudiés dans ce mémoire et relatifs aux *réactions motrices provoquées par la lumière.*

§ 2. — Ce que l'on savait des réactions motrices des littorines provoquées par la lumière.

On doit à Mitsukuri (**01**), professeur de zoologie à l'Université impériale du Japon, un mémoire important sur la « *phototaxie négative* » des littorines et sur l'intervention de l'habitat.

Les expériences de Mitsukuri ont porté sur deux espèces de littorines supra-littorales : la *Littorina exigua* Dunker et la *L. sitchana* Phil (var. *brevicula*).

Le fait d'une *phototaxie négative* normale a été établi par des expériences dont les dispositifs sont très compliqués (beaucoup trop, à mon avis) et où l'auteur admet à priori la théorie classique, à savoir que l'orientation de l'animal se fait suivant la direction des rayons lumineux.

La phototaxie négative peut l'emporter sur l'*hydrotaxie négative.*

Dans certaines circonstances *la phototaxie peut changer de signe.* Quand les vagues de la mer montante viennent battre les rochers où se trouvent les littorines, celles-ci cherchent abri dans les cavités présentées par ces rochers et sont guidées par l'obscurité, qui est d'autant plus complète que l'anfractuosité est plus profonde. Quand la mer descend et abandonne les rochers, les littorines quittent les anfractuosités où elles sont logées et vont vers la lumière

parmi les algues humides, où elles trouvent leur nourriture. Il suffit qu'une littorine, dont la phototaxie était négative, ait été soumise à l'action d'un jet d'eau pendant un certain temps pour que cette littorine se mette à se diriger vers la lumière.

Ce fait est très remarquable ; il a beaucoup intéressé les biologistes anglais, qui pratiquent les recherches d'*éthologie marine* (influence de l'habitat et du genre de vie sur les manifestations des animaux marins), et les psychologues anglais, qui ont fait jouer un rôle important à l'association des diverses sensations dans la formation de l'intelligence ; il semble, en effet, résulter du travail de Mitsukuri que les littorines ont une mémoire assez développée des associations réalisées entre les diverses sensations provoquées par l'éclairement et l'agitation de l'eau ; chez les littorines, ce seraient les premières sensations qui auraient la prédominance, car il suffit de projeter une ombre du côté de l'eau pour que ces animaux, qui n'aiment pas à être submergés, qui d'habitude glissent à la surface de l'eau, s'y enfoncent et y périssent.

On le voit, nous voici en plein dans le domaine psychologique ; quittons ce domaine pour un domaine plus positif, le domaine biologique.

§ 3. — Équilibre vis-a-vis de la lumière (sur un plan horizontal).

Champs lumineux, ligne de force lumineuse et rayon lumineux. — Dans les livres de physique conçus suivant l'esprit nouveau, certains physiciens (1) ne veulent plus faire intervenir la *notion de rayon lumineux*, qui est une pure abstraction de l'esprit humain.

Or, c'est cette notion qu'ont fait intervenir les biologistes dans

(1) Bouasse, *Mécanique et Physique* (Manuel du baccalauréat). Delagrave. Voir p. 266 : *Non-existence physique des rayons.* A propos de la *loi de la réflexion* : il n'y a pas à démontrer expérimentalement cette loi, parce que, prise au pied de la lettre, *elle n'a pas de sens* ; il est impossible d'isoler un rayon et par conséquent d'étudier comment il se réfléchit.

toutes les théories qu'ils ont données jusqu'ici des *phototaxies* (*phototropismes*) et des *phototactismes*.

D'ailleurs, même si l'on admettait la notion du rayon lumineux, il serait difficile de définir la direction des rayons lumineux dans un espace éclairé, car si les rayons de la source éclairante arrivaient parallèles entre eux, après réflexion, réfraction, diffusion, tout parallélisme serait détruit.

Cependant lorsque, dans un espace éclairé, on dépose, sur un plan horizontal, des littorines ayant toutes le même passé (même habitat, même âge...), on constate que toutes ces littorines suivent des chemins rigoureusement parallèles entre eux, *comme si* elles étaient toutes sollicitées par une force dirigée suivant une direction parfaitement déterminée.

Premier fait. — *Dans une région limitée d'un champ lumineux (ensemble de surfaces diversement éclairées), les littorines s'orientent parallèlement à une direction unique*, direction du champ lumineux supposé homogène, et *suivent des trajectoires sensiblement rectilignes et parallèles entre elles, véritables* lignes de force lumineuse.

Observation (*fig. 3*). — *Littorina rudis*; 6 août (morte eau). Disposées au centre d'une cuvette en verre circulaire, devant la grande baie (ouest) du laboratoire de Wimereux (1), les littorines suivent toute la direction xy ; mais, après qu'un store d'une des fenêtres eut été baissé, elles ont suivi une nouvelle direction $x'y'$.

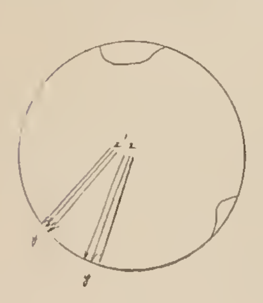


Fig. 3.

Dans tout ce paragraphe, la notion de rayon lumineux sera soigneusement écartée. Il lui sera substituée la notion de champ lumineux, celle de ligne de force lumineuse, notions d'ordre expérimental. La *direction du champ lumineux* sera celle de la résultante d'action. F, des muscles locomoteurs diversement excités par la lu-

(1) La plupart des observations qui suivent ont été faites devant cette baie.

mière ; les *lignes de force lumineuse* seront les trajectoires tracées par les animaux dans ces conditions.

Je montrerai dans la suite que, suivant les espèces, les habitats, les heures..., la direction du champ lumineux peut subir des oscillations autour d'une position moyenne, les lignes de force peuvent se déformer ; aussi, dans tout ce paragraphe je considérerai uniquement les *Littorina rudis* de la zone supra-littorale, observées en général vers la fin des périodes de morte eau, lorsque, après une période de vie confinée, on les place sur une surface horizontale recouverte d'une mince couche d'eau.

Attractions et répulsions par des écrans verticaux disposés parallèlement à la direction du champ lumineux. — 2ᵉ FAIT. — *Si un écran noir est introduit parallèlement à la direction du champ lumineux, dans une certaine région de ce champ vis-à-vis de l'écran, la direction du champ, et par suite les lignes de force, c'est-à-dire les trajectoires, s'inclinent plus ou moins vers l'écran noir.* Tout se passe COMME si cet écran exerçait une légère attraction f sur les littorines et comme si ces animaux suivaient la direction de la résultante des forces F et f (diagonale du parallélogramme des forces) ; la direction de F est la direction du champ lumineux avant l'introduction de l'écran.

On voit donc que l'introduction d'un écran noir introduit une *perturbation* locale dans le champ d'action de la lumière.

Observation (*fig.* 4). — *Littorina rudis* ; 12 août (retour de la mer après morte eau). Une cuve de verre parallélipipédique, 30×15 centimètres, est disposée parallèlement à la direction du champ lumineux ; les trajectoires, à part quelques légères déformations déterminées par la réflexion irrégulière de la lumière sur les parois latérales, sont parallèles à ces parois. Après l'introduction d'un écran noir le long de l'une des parois latérales, les trajectoires, sauf une, subissent une légère déviation vers cet écran.

Observation (*fig.* 5). — *Littorina rudis* ; idem. Deux écrans noirs disposés comme l'indique la figure ont une influence manifeste sur la trajectoire qui devrait être une ligne droite parallèle aux écrans. Tout se passe comme si successivement l'écran *a* et l'écran

b exerçaient une attraction sur la littorine en train de se mouvoir.

Observation (*fig.* 6). — *Littorina rudis*; idem. Un écran blanc est placé vis-à-vis de l'écran noir situé comme dans l'avant-dernière observation. La déviation vers le noir est plus accentuée, comme si l'écran blanc exerçait une répulsion sur la littorine. D'où :

3ᵉ FAIT. — *Si un écran blanc est introduit parallèlement à la direction du champ lumineux, dans une certaine région de ce champ vis-à-vis de l'écran, la direction du champ, et par suite les lignes de force (trajectoires) s'écartent plus ou moins de l'écran*

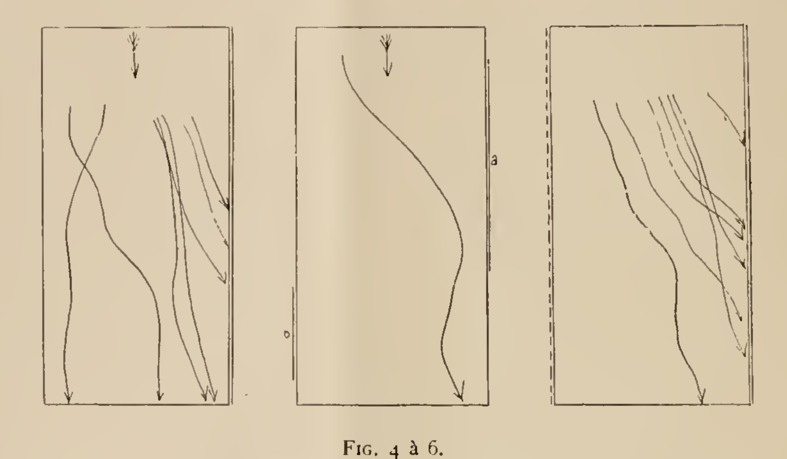


FIG. 4 à 6.

blanc. Tout se passe comme si cet écran exerçait une légère répulsion *f'* sur les littorines.

Le révélateur, ou dispositif expérimental particulièrement favorable. — Dans presque toutes les observations qui suivent, j'ai employé le dispositif expérimental suivant : une cuve de verre parallélipipédique, de 30 × 15 centimètres, est disposée suivant la direction du champ lumineux ; deux écrans, blanc et noir, sont placés sur les faces latérales l'un en face de l'autre. Leurs actions s'ajoutent et les déviations sont plus prononcées.

Ce dispositif est particulièrement utile lorsque, au moment des grandes marées, le signe des attractions et répulsions change : les trajectoires des littorines étant encore sensiblement parallèles, il suffit de placer en opposition les écrans blanc et noir pour déterminer

le partage des littorines en deux groupes : celles qui se meuvent encore vers l'écran noir, et celles qui se meuvent déjà vers l'écran blanc. — *Observation* (*fig.* 7). — *Littorina rudis*; 17 août (grande marée).

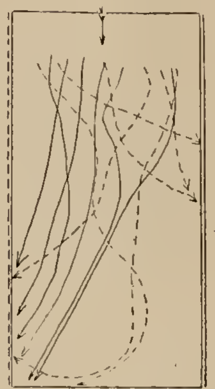


Fig. 7.

Dans la suite, je désignerai le dispositif que je viens de décrire sous le nom de *révélateur*, parce qu'il révèle des tendances latentes.

Champ d'action des écrans verticaux disposés parallèlement à la direction du champ lumineux. — Un écran vertical, blanc ou noir, introduit une perturbation dans une portion du champ lumineux. Quelle est l'étendue de cette portion soumise à l'influence de l'écran ? Les expériences suivantes répondent d'une façon approximative à cette question.

Observations (*fig.* 8, 9 *et fig.* 12). — *Littorina rudis* ; 11 août (retour de la mer après morte eau). L'écran, tantôt en papier noir (—), tantôt en papier blanc (.....), collé contre la paroi verticale d'une cuvette circulaire en verre, avait 15 centimètres carrés.

Lorsque l'écran noir recevait la lumière presque de face (fig. 8),

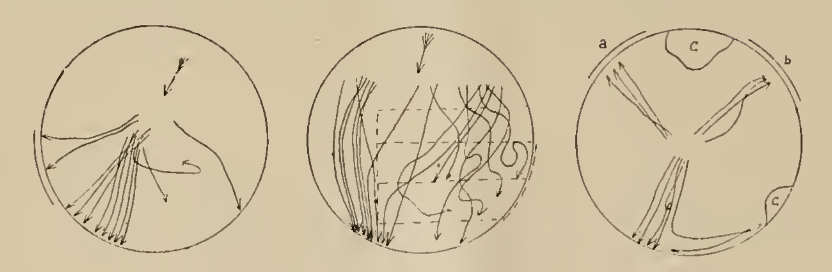


Fig. 8 à 10.

son influence était peu manifeste ; au contraire, quand cet écran recevait la lumière tangentiellement, son influence était beaucoup plus considérable, se faisait sentir jusqu'à une distance de 20 centimètres (fig. 12, p. 29) ; dans les mêmes conditions, l'influence de l'écran blanc atteignait une distance de 30 centimètres (fig. 9).

La littorine, dans ces deux cas, subit l'influence de l'écran avant d'être arrivée à son niveau (7 centimètres environ), mais en revanche, le plus souvent, l'action cesse avant que la littorine ait atteint la limite de l'écran (7 centimètres également).

L'action de l'écran noir consiste en une attraction des littorines soumises à l'expérience.

L'action de l'écran blanc est inverse, mais dans celui présentant des reflets variés, les trajectoires se sont contournées d'une façon singulière ; toutefois, la perturbation apportée par l'écran est particulièrement nette.

4e fait. — *L'attraction et la répulsion dépendent de l'étendue de l'écran, de son éclairement, de la distance de l'écran.* En moyenne, l'influence s'exerce jusqu'à une distance égale à la hauteur de l'écran.

Le champ d'action de l'écran augmente avec son étendue ; à mesure que les dimensions d'un écran noir, surtout la hauteur, augmentent, l'attraction que celui-ci exerce sur les littorines augmente, et il arrive un moment où celles-ci se meuvent directement vers l'écran.

Observation (fig. 10). — *Littorina rudis* ; 5 août (morte eau). Tandis que les trajectoires, lorsqu'il n'y avait pas d'écran, étaient dirigées suivant *1* ou *2* (Voir fig. 3), les nouvelles directions suivies furent : la direction 3 (écran *a*, éclairage tangentiel), ou la direction 4 (écran *b*, éclairage tangentiel).

Nota. — Aucune littorine n'a été attirée par un assez gros caillou *c* couvert d'ulves, aliment préféré des littorines.

Résultante des attractions et répulsions déterminées par des écrans verticaux. — Si un écran *e* exerce une attraction *f* sur une littorine, si un écran *e'* exerce une attraction *f'*, les deux écrans réunis exercent une attraction *r*, déterminée en grandeur, direction et sens par la diagonale du parallélogramme des forces construit sur *f* et *f*, d'où :

5e fait. — *En un point donné d'un champ lumineux la direction du champ n'est que la direction de la résultante de toutes les forces attractives et répulsives exercées par les surfaces éclai-*

rantes, surtout par les surfaces les plus étendues, les plus hautes (fenêtres, murs).

Déviation des trajectoires à la limite des plages d'ombre et de lumière sur un fond horizontal. — *Observation (fig. 11). — Littorina rudis*; 26 août ; retour de la mer après morte eau. Cuve parallélipipédique, 30×15 centimètres; fond mi-partie noir, mi-partie blanc ; limite de séparation perpendiculaire à la direction du champ lumineux. Au voisinage de cette limite, les trajectoires s'inclinent à 45°, comme si de *a* en *b* la littorine qui est encore sur le fond noir était repoussée par le fond blanc, comme si de *b* en *c* la littorine qui est parvenue sur le fond blanc était attirée par le fond noir.

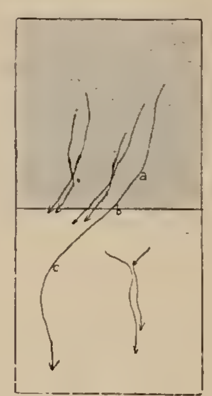


FIG. 11.

6e FAIT. — *Sur un fond horizontal, à la limite des ombres et des plages de lumière, les trajectoires s'inclinent à 45°, les surfaces éclairantes, horizontales exerçant les mêmes attractions et répulsions que les surfaces verticales ; l'intensité de l'action est proportionnellement moindre cependant.*

Conséquences des faits précédents. — 1° **Attractions et répulsions exercées par des cailloux.** — 7e FAIT. — *Les cailloux,*



FIG. 12 et 13.

suivant qu'ils sont noirs ou blancs, exercent sur les littorines des attractions et des répulsions d'intensité variable avec les dimensions et l'éclairement des cailloux.

De même qu'un écran noir attire les littorines (*fig.* 12), de même un caillou noir, éclairé tangentiellement, attire les littorines qui sont dans son voisinage (*fig.* 13).

Observation (*fig.* 14). — *Littorina rudis*; 7 août (morte eau). Un caillou blanc éclairé par un soleil étincelant repousse les littorines qui étaient attirées par un caillou noir (*fig.* 13).

Nota. — Les ombres portées par les cailloux sur le plan horizontal n'ont qu'une assez faible action, comme semblent l'indiquer les deux autres figures 14.



Fig. 14.

2° **Attractions et répulsions exercées par les rochers.** — 8e fait. — Les observations rapportées dès le début de ce mémoire (*fig.* 1 et 2) montrent que *les rochers exercent des attractions très considérables sur les littorines.* Chaque surface d'ombre exerce une attraction proportionnellement à son étendue, et l'animal suit une direction qui est celle de la résultante des forces attractives. En particulier, quand une littorine se trouve dans le voisinage de deux rochers présentant des surfaces d'ombre d'étendue par trop inégale, elle prend une direction qui est celle de la diagonale du parallélogramme des forces attractives, et ainsi il lui arrive de se mouvoir vers un espace compris entre les deux rochers et de ne rencontrer ni l'un ni l'autre, bien qu'attirée par l'un et par l'autre.

Oserait-on dire que la littorine « voit » à la fois les deux rochers et qu'elle ne sait pas se décider entre les deux ?

§ 4. — Equilibre vis-a-vis de la gravitation (dans l'obscurité).

Lignes de plus grande pente. — 9ᵉ fait. — *Quand une littorine vient de subir une période de dessiccation et qu'elle est soustraite à l'action de la lumière (obscurité), en rampant sur le support matériel, elle suit toujours les lignes de plus grande pente.*

Il y a longtemps que j'ai signalé des cas du fait (déjà connu) d'animaux qui se déplacent sur le support matériel en suivant les lignes de plus grande pente.

« Dès que les *Helix pomatia* sont placés dans un air suffisamment humide et chaud, ils se mettent immédiatement à ramper et suivent la ligne de plus grande pente qui s'offre à eux, ligne qui souvent n'est autre que la verticale du lieu; on peut donner une explication dynamique de cette sorte de géotropisme négatif : manifestement il y a avantage pour le mollusque à ce que le poids de la masse viscérale soit dirigé dans le plan de symétrie du pied; si, pendant la marche, on fait tourner la surface verticale de reptation sur elle-même d'un angle α, presque immédiatement l'animal suit une nouvelle direction inclinée sur la précédente de α » (Bohn, **02** *a*).

Sous l'influence des trépidations, les *Convoluta*, qui sont sur une pente, descendent suivant la ligne de plus grande pente, si elles ne peuvent pénétrer verticalement.

« *Observation.* — Les *Convoluta* tapissent les parois d'une cuvette de porcelaine, orientées dans tous les sens ; la moindre secousse suffit pour les aligner toutes suivant les lignes de plus grande pente ; ces lignes apparaissent sous l'aspect de lignes vertes interrompues, formées de petits traits qui ne sont autres que les turbellariés (aspect des lignes d'un spectre magnétique) ; c'est un spectacle très joli et très frappant par sa soudaineté » (Bohn, **03** *c*).

Les *Littorina rudis*, après une période de dessiccation, se comportent comme les *Helix pomatia* après une période de vie confinée.

Nota. — Ce n'est pas à dire que tous les escargots (diverses

espèces et divers habitats) et toutes les littorines (idem) se comportent de même (voir Bohn, **04** *k*).

J'attache la plus grande importance à la notion des lignes de plus grande pente, comme à celle des lignes de force lumineuse. Ce sont les *lignes de force du champ d'action de la pesanteur.*

§ 5. — Combinaison des deux équilibres : lumière et gravitation.

Reptation sur une surface de verre plane (disque de verre). — 1re *série d'expériences : une même pente, assez faible, diversement orientée par rapport à la direction du champ lumineux.*

1er cas : La ligne de plus grande pente coïncide sensiblement avec la direction du champ lumineux. — Toutes les littorines marchent parallèlement à cette direction, se dirigeant vers l'ombre, montant et descendant suivant le sens de la pente.

2e cas : La ligne de plus grande pente est disposée perpendiculairement à la direction du champ lumineux (*fig. 15*). — On peut admettre que le corps de la littorine, sollicité par deux forces, l'une dirigée suivant la ligne de plus grande pente (vers le haut), *og*, l'autre dirigée suivant l'axe lumineux, *ol*, prend la direction de la résultante *or*; mais, comme je le montrerai, les forces *og* et *ol* sont variables, comme intensité et sens (parfois), sinon comme direction (1), d'un individu à l'autre et chez un même individu d'un instant à l'autre, d'où la diversité des directions prises par la résultante. Pendant le cours de la marche, la direction de la résultante subit des variations oscillantes (voir plus loin) ; il suffit qu'un nuage passe devant le soleil pour qu'il se produise une déviation.

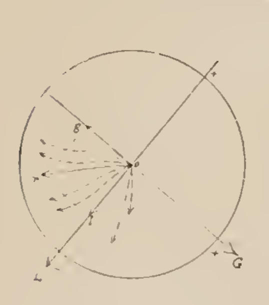


Fig. 15.

(1) En effet, dans les conditions de dessiccation où on se place, cette direction reste invariable en général.

2[e] *série d'expériences : une pente de valeur variable, mais constamment orientée de la même facon par rapport à la direction du champ lumineux.* — Des deux forces *og* et *ol*, la première *og* (projection de la force attractive de la terre sur le support) augmente, la seconde *ol* diminue en valeur absolue ; elle devient nulle quand la face sur laquelle rampe le mollusque devient verticale ; elle change même de signe quand cette face passe en dessous du support, c'est-à-dire pour une position renversée de l'animal (dos en bas) : par exemple, une attraction (par un écran noir) est remplacée par une répulsion.

C'est là un fait excessivement curieux, *non encore signalé à ma connaissance.*

10[e] FAIT. — *Le signe des attractions lumineuses change lorsqu'on renverse l'animal* (*répulsions = attractions négatives*).

Reptation à l'intérieur d'un cylindre de verre horizontal. — *Tube de verre dirigé sensiblement suivant la direction du champ lumineux.* — *Observation* (*fig. 16*). — Les littorines suivent d'abord la direction de la génératrice inférieure du cylindre, de droite à gauche ; mais si la direction du champ lumineux est quelque peu oblique par rapport à cette génératrice, les littorines s'engagent sur une *pente courbe dont l'inclinaison augmente progressivement* ; petit à petit, d'après ce qui a été vu précédemment, l'action de la force lumineuse diminue et la trajectoire tend à se rapprocher de la verticale. A partir du moment où la trajectoire est devenue verticale, le corps de l'animal tend à se renverser, et, la force lumineuse ayant changé de signe, le sens du déplacement devient inverse ; aussi, quand les littorines ont gagné la génératrice supérieure du cylindre, elles en suivent la direction, mais cette fois de gauche à droite.

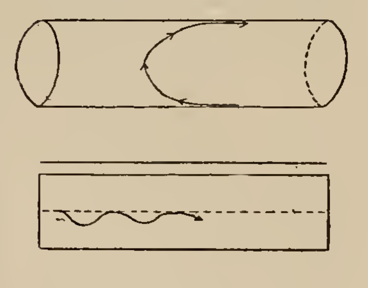


FIG. 16 et 17.

Nota. — Si on fait tourner le tube sur lui-même, les littorines regagnent rapidement la génératrice supérieure, en suivant un chemin analogue à celui décrit plus haut.

Même tube de verre avec écran noir disposé parallèlement aux génératrices. — Observation (fig. 17). — Si l'on place un écran noir parallèlement au tube pendant la marche de la littorine suivant la génératrice supérieure, la trajectoire devient sinueuse : tout d'abord la littorine, qui a le dos en bas, est repoussée par l'écran noir; mais, à mesure qu'elle se rapproche de la génératrice latérale opposée à l'écran, c'est-à-dire qu'elle rampe sur une surface de pente très accentuée, la force lumineuse diminue en valeur absolue, et l'animal de nouveau revient vers la génératrice supérieure, c'est-à-dire vers l'écran noir, qui le repousse encore, et ainsi de suite.

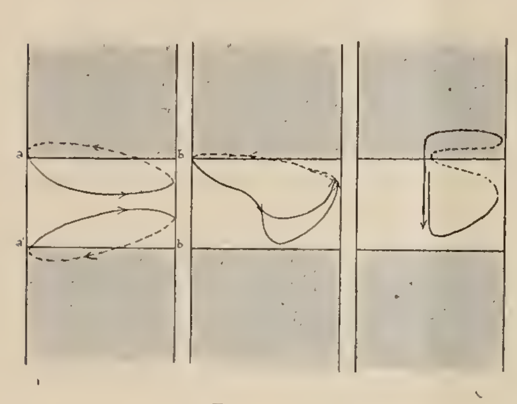


Fig. 18.

Même tube de verre avec anneaux noirs. — Observation (fig. 18). — L'animal qui parvient dans un des espaces éclairés, alternativement attiré et repoussé par le noir (suivant sa position), se met à y effectuer des mouvements de manège à tracés variés. Le trajet le plus simple correspond au cas où il évolue seulement dans le voisinage de *ab*, ne subissant que l'influence du contraste d'éclairement de chaque côté de *ab*, et non en même temps celle du contraste de part et d'autre de *a'b'* ; dans le demi-cylindre supérieur, il y a répulsion par le noir (corps renversé) ; dans le demi-cylindre inférieur, il y a au contraire attraction, comme l'indique la ligne pointillée.

La trajectoire est une ellipse plus ou moins déformée, parfois un huit.

Pendant des heures, le mollusque semble subir passivement les attractions et les répulsions lumineuses, semble être en quelque sorte le jouet de forces fatales et ne manifester aucune volonté !

Reptation à l'intérieur d'un cylindre de verre vertical. — *Enveloppement noir ; fente, par où pénètre la lumière suivant une génératrice.— Observation (fig. 19).— Littorina rudis* ; 29 août.

grande marée. Presque toutes les littorines sont venues grimper suivant la génératrice $x'y'$, opposée à la fente d'entrée de la lumière xy ; cinq seulement sur cent se sont dirigées vers la fente elle-même. Suivant $x'y'$ et xy, l'ascension s'est faite verticalement ; mais les individus qui ont atteint les parois verticales à une certaine distance de ces génératrices ont suivi des chemins obliques, les trajectoires s'inclinant légèrement vers les génératrices lumineuses.

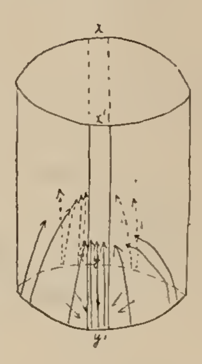


Fig. 19.

Dans ces conditions d'enveloppement par l'ombre, il y a donc *une exception au fait*, énoncé plus haut, *que les littorines qui rampent sur une surface verticale se trouvent soustraites à l'action de la lumière.*

Ceci est une nouvelle preuve de ce que l'on savait déjà : que, *dans l'action de l'ombre et de la lumière, tous les phénomènes sont purement relatifs.*

Reptation sur des surfaces accidentées. — 1° *Surface de verre horizontale présentant des rainures.*

1er *cas : Les rainures sont disposées perpendiculairement à la direction du champ lumineux.* — Dans la grande majorité des cas, les littorines franchissent les rainures. *Observation* (*fig.* 20).

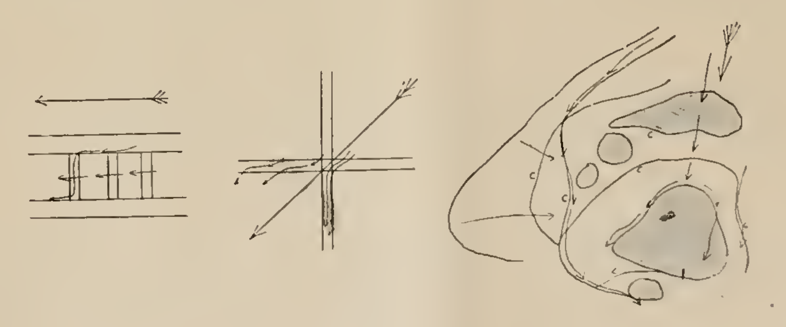
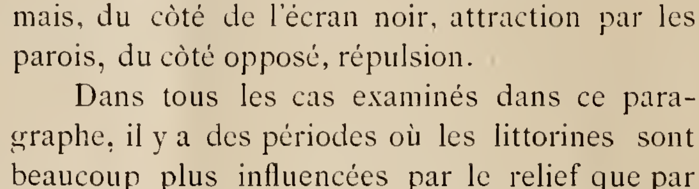


Fig. 20 à 22.

2e *cas : La direction des rainures forme environ un angle de 45° avec la direction du champ lumineux.* — Fréquemment les litto-

rines suivent des rainures qui forment un angle aigu avec la direction du champ. *Observation* (*fig. 21*).

2° *Caillou présentant des crêtes et des anfractuosités.* — Les crêtes et les anfractuosités disposées perpendiculairement à la direction du champ lumineux sont traversées directement; souvent les littorines suivent les crêtes qui s'écartent plus ou moins de l'axe lumineux et contournent des excavations (*fig. 22*).

Reptation sur le fond d'une cuvette en verre cylindrique. — *Cristallisoir.* — *Observation* (*fig. 23*). — *Littorina rudis*; 25 août (commencement grande marée). Écran noir opposé à la direction du champ lumineux. Tendance à décrire une trajectoire circulaire, 
mais, du côté de l'écran noir, attraction par les parois, du côté opposé, répulsion.

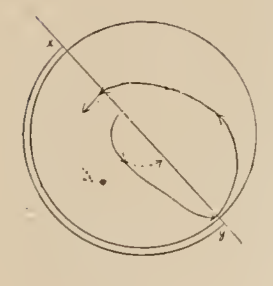


Fig. 23.

Dans tous les cas examinés dans ce paragraphe, il y a des périodes où les littorines sont beaucoup plus influencées par le relief que par la lumière : lorsque l'animal est sur un fond accidenté et que l'action de la lumière faiblit, les trajectoires deviennent singulièrement sinueuses : on a vu dans ces sinuosités, qu'on pourrait peut-être expliquer d'une façon purement biologique, une manifestation de la volonté de l'animal qui va à la recherche de sa nourriture !

§ 6. — Variations de la position d'équilibre (les littorines et le milieu intérieur).

Position d'équilibre stable. — 1er fait (1). — *Une littorine par rapport aux surfaces éclairées qui l'entourent, par rapport au relief du support matériel sur lequel elle repose, s'oriente suivant une direction parfaitement déterminée, toujours dans le même*

(1) Les faits relatifs aux attractions lumineuses et ceux relatifs aux oscillations lumineuses constituent dans ce mémoire deux séries.

sens ; cette direction et ce sens constituent une position d'équilibre stable.

Dans le cas où le support est un plan horizontal, j'ai désigné la direction de la position d'équilibre sous la dénomination : *direction du champ lumineux* ; sur cette direction, l'animal est dans le *sens négatif* lorsque la tête est tournée du côté des surfaces les moins éclairées, dans le *sens positif* lorsque la tête est tournée du côté des surfaces les plus éclairées.

Dans le cas où l'animal est plongé dans l'obscurité complète, la position d'équilibre est la *ligne de plus grande pente;* sur cette ligne, l'animal est dans le *sens négatif* lorsque sa tête est tournée vers le haut, dans le sens positif lorsque sa tête est tournée vers le bas.

Les états physiologiques. — Si la position d'équilibre stable ne dépendait que du milieu extérieur, elle serait invariable; en un point donné, 1° elle serait la même non seulement pour les individus recueillis dans le même habitat, non seulement pour des individus provenant d'habitats différents, mais encore pour des individus appartenant à des espèces différentes; 2° elle ne varierait pas d'un moment à l'autre.

Or, il n'en est pas ainsi.

Donc, la position d'équilibre ne dépend pas seulement du milieu extérieur; elle dépend encore du milieu intérieur, de l'état des tissus, des *états physiologiques.*

J'attribue une grande importance à la notion des *états physiologiques*, et je tâcherai de montrer dans ce mémoire cette importance, non seulement pour l'étude des tropismes, mais encore pour l'étude de toutes les réactions de l'animal; dans les observations « physiologiques et psychologiques », les contradictions fréquentes entre les divers auteurs tiennent le plus souvent à ce qu'ils n'ont pas tenu compte des divers états physiologiques.

C'est évidemment à des états physiologiques différents qu'il faut attribuer certains changements dans le sens des tropismes signalés par Groom, Loeb, Sosnowski, Moore, Towle, Yerkes. Telle est du moins l'opinion de Jennings (**04**), qui, dans une suite de sept mémoires

sur les mouvements des infusoires, des rotifères et des amibes, étudie l'influence des divers états physiologiques, non seulement chez les protozoaires, mais encore chez un métazoaire, la planaire; chez le stentor, par exemple, il signale six états physiologiques différents et six manières différentes de réagir; il montre également que les diverses espèces d'amibes et les amibes des divers habitats ne sont pas comparables entre elles, qu'elles présentent divers types de réactions qui sont susceptibles de varier et de se modifier.

En même temps que Jennings publiait en Amérique ces mémoires (1903 et 1904), je publiais, à l'Institut de France et à la Société de biologie, toute une série de notes pour montrer l'importance des états physiologiques et *leurs variations oscillatoires*. « Les divers états physiologiques correspondent à des états chimiques différents, en particulier à l'hydratation variable des tissus, *anhydrobiose* de Giard; de plus, l'état chimique, et par suite l'état physiologique, subit incessamment des variations oscillatoires; certaines, en quelque sorte *accidentelles*, se produisent à la suite d'un changement brusque dans les conditions du milieu (passage de l'air dans l'eau, changement d'éclairement); d'autres, au contraire, sont *périodiques*; les plus remarquables sont celles présentées par les animaux marins littoraux (*Hediste*, *Convoluta*, littorines...); elles persistent même quand l'animal est placé en aquarium, dans un milieu constant. Toutes ces observations sont du domaine de la biologie : une *Convoluta*, retirée de son habitat, continue des mouvements d'ascension et de descente dans le sable humide, comme un cœur de grenouille, retiré de l'organisme, continue ses battements dans l'eau salée. Mais ces observations purement biologiques peuvent servir à expliquer certains phénomènes auxquels on attribuait jusqu'ici le caractère psychologique. »

La position d'équilibre n'est pas rigoureusement la même pour les divers individus du même habitat, et surtout pour les individus provenant d'habitats différents (2e FAIT). — *Variations individuelles.* — Il suffit de jeter les yeux sur les graphiques précédents pour se rendre compte de la valeur des variations individuelles; toutefois, quand on a soin de recueillir des

individus de même taille, sur le même rocher, au même niveau, les chemins suivis présentent parfois un parallélisme rigoureux dans toutes les sinuosités (voir *fig.* 26).

Variations suivant les habitats. — C'est le contraire qui arrive quand on recueille des individus d'une même espèce dans des habitats différents.

Observations (*fig.* 24 *et* 25). — *Littorina rudis*; rochers du Fort-Mahon; 1[er] et 2 septembre (commencement morte eau). A gauche sont représentés les chemins suivis par les littorines recueillies au sommet

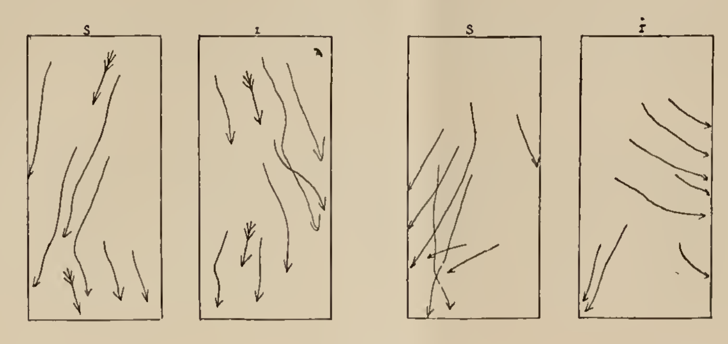


Fig. 24 et 25.

des rochers les plus élevés (*s*) et ayant subi une hydratation moindre que les littorines recueillies à la base des rochers les moins élevés (*i*), littorines dont les trajectoires sont représentées à droite; ces dernières trajectoires ont une tendance très nette à s'incliner vers l'écran blanc du *révélateur*.

La position d'équilibre subit, chez un même individu, des variations oscillatoires (3[e] fait). — Ces variations sont : les unes *accidentelles*, provoquées par un changement dans les conditions de milieu, les autres *périodiques*, synchrones des mouvements de la marée. Nous les étudierons dans les paragraphes suivants.

On les a d'ailleurs déjà constatées en étudiant (§ 5) la combinaison des deux équilibres vis-à-vis de la lumière et de la gravitation. Une littorine qui est sur un plan incliné se comporte en effet comme si elle était sollicitée par deux forces, l'une dirigée suivant la ligne

de plus grande pente, *og* (voir *fig.* 15), l'autre dirigée suivant la direction du champ lumineux, *ol*; elle prendrait la direction de la résultante, *or*, de ces deux forces. On conçoit facilement que si *ol* subit des variations oscillatoires d'intensité et de direction, la résultante *or* subira également des variations oscillatoires. Or, ces oscillations, nous les avons constatées.

Sur une pente les oscillations sont accentuées ; il en est de même dans le *révélateur*, formé par l'opposition de deux écrans noir et blanc. C'est dans cette dernière condition que je me placerai pour étudier les variations oscillatoires non périodiques et périodiques. *Dans les figures les écrans ne seront pas représentés, mais toujours l'écran noir a été placé à gauche (de la figure), l'écran blanc à droite.*

Les oscillations rappellent celles de l'aiguille aimantée, qui sont, elles aussi, provoquées artificiellement ou périodiques (siècles, années, jours). Bien entendu, je n'assimile pas une littorine à une simple barre d'acier.

§ 7. — Oscillations provoquées (accidentelles).

Elles peuvent résulter d'un changement accidentel dans les conditions d'éclairement ou d'un changement accidentel dans les conditions d'hydratation.

Changement accidentel dans les conditions d'éclairement. — 1er *cas : Maintien à l'obscurité pendant un temps prolongé. — Observation* (*fig.* 26). — *Littorina rudis*; 4 septembre (morte eau), 4 heures après la haute mer. Ces littorines avaient été recueillies la veille sur les rochers élevés du Fort-Mahon, et gardées depuis dans l'obscurité la plus complète. Placées à la lumière, dans le *révélateur*, elles ont tracé, dans le sens négatif, des trajectoires (*o*) presque toutes parallèles entre elles et inclinées du côté de l'écran noir. Une heure après (*o* + *l*), la direction générale du déplacement a subi une déviation vers l'écran blanc; deux heures après, une

déviation en sens contraire s'est produite ; l'oscillation était terminée, mais d'autres oscillations d'amplitude moindre ont suivi.

Observations (*fig.* 27 *et fig.* 28). — *Littorina rudis* ; 2 et 3 septembre (morte eau). Des littorines, recueillies contre les murs du Fort-Mahon le 29 août (vers la fin de la grande marée), ont été conservées dans des bocaux très hauts renfermant un peu d'eau dans le fond, par conséquent en dehors de l'eau, les unes à la lumière variable (*l*), les autres à l'obscurité continue, jour et nuit (*o*), et, au bout de 4 à 5 jours ont été observées, en dehors des heures de la haute mer (plus

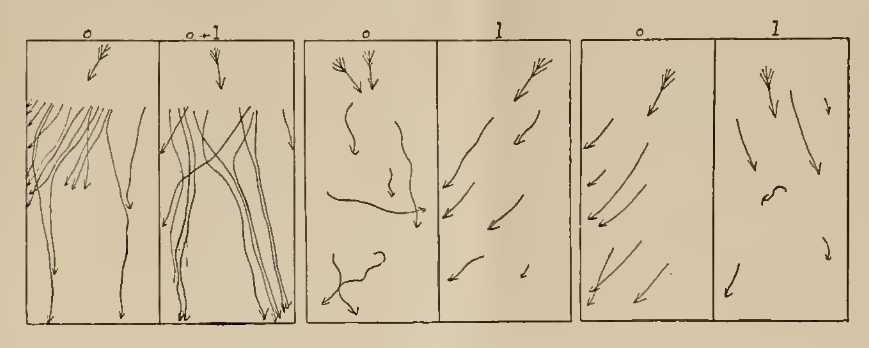


Fig. 26 à 28.

favorables aux perturbations), pas immédiatement après la nuit, et en évitant toute insolation directe. Les littorines conservées dans l'ombre (*o*) et celles conservées à la lumière (*l*) ont toujours présenté un contraste frappant, les trajectoires ne s'inclinant pas vers le même écran ; mais dans les deux observations les résultats ont été contraires ; on doit attribuer ce désaccord aux oscillations de la position d'équilibre.

4ᵉ fait. — *Quand on retire une littorine de l'obscurité où on l'avait maintenue pendant un certain temps, sa position d'équilibre se met à effectuer une série d'oscillations, d'amplitude et de durée variables suivant les circonstances, qui persistent parfois pendant plusieurs heures en s'amortissant.*

2ᵉ *cas : Diminution brusque de l'éclairement.* — 5ᵉ fait. — *Toute diminution brusque de l'éclairement détermine, au moment où elle se produit, une oscillation de la position d'équilibre, qui se traduit,*

lorsque l'animal est en marche, par des sinuosités des trajectoires, et dans certains cas même, à la suite de l'oscillation, la direction de l'équilibre se trouve changée.

Observation (*fig.* 29). — *Littorina rudis*; 4 septembre (morte eau). *a*) On fait passer sur le révélateur une légère ombre au moment où les littorines y sont en marche ; après un léger arrêt (trait transversal sur la figure), il se produit une modification de la trajectoire.

b) Les littorines passent d'un fond blanc sur un fond noir ; malgré que la diminution de l'éclairement se passe moins brusquement, l'oscillation se produit.

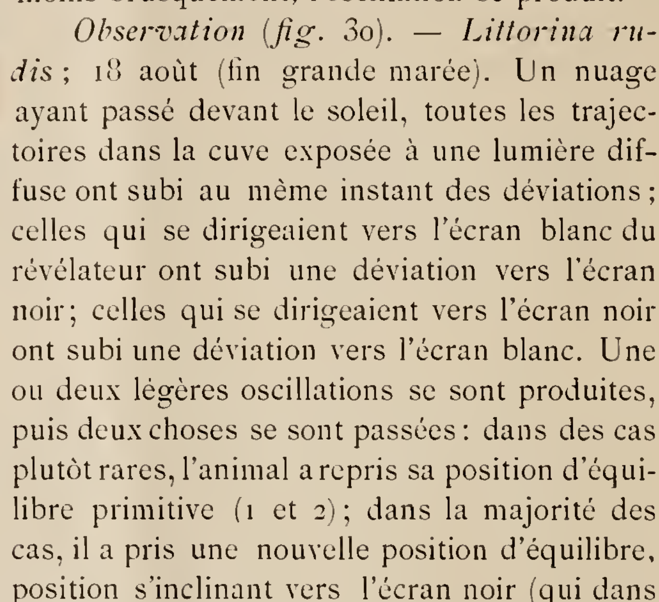



Fig. 29 et 30.

Observation (*fig.* 30). — *Littorina rudis* ; 18 août (fin grande marée). Un nuage ayant passé devant le soleil, toutes les trajectoires dans la cuve exposée à une lumière diffuse ont subi au même instant des déviations ; celles qui se dirigeaient vers l'écran blanc du révélateur ont subi une déviation vers l'écran noir ; celles qui se dirigeaient vers l'écran noir ont subi une déviation vers l'écran blanc. Une ou deux légères oscillations se sont produites, puis deux choses se sont passées : dans des cas plutôt rares, l'animal a repris sa position d'équilibre primitive (1 et 2) ; dans la majorité des cas, il a pris une nouvelle position d'équilibre, position s'inclinant vers l'écran noir (qui dans cette expérience était exceptionnellement placé à droite).

Ici le phénomène est particulièrement curieux parce que l'on est à une période de la marée, où, comme je le montrerai, le signe des attractions et répulsions lumineuses change spontanément, où la position d'équilibre va subir une déviation spontanée. Ici la variation négative de l'éclairement entraîne la manifestation d'un état latent.

Si, revenant en arrière, on examine à nouveau la figure 7, on constatera que l'introduction brusque d'un écran blanc vis-à-vis d'un écran noir détermine des oscillations : les trajectoires, en effet, deviennent singulièrement sinueuses. Des tendances latentes se révèlent, et

voilà pourquoi j'ai appelé le dispositif employé le « révélateur ».

Le phénomène représenté figure 30 est un phénomène saisissant à observer. Si des centaines de littorines se déplacent dans une cuve, il suffit qu'un nuage passe devant le soleil pour que les littorines changent de direction : *le phénomène est soudain et général* ; tel un bataillon de soldats subit un changement d'allure sous l'influence d'un simple commandement.

3e *cas : Marche dans un couloir. — Observation* (*fig.* 31). — *Littorina rudis*; 1er septembre (fin de la grande marée). Ces littorines, recueillies le 29 août sur les murs du Fort-Mahon, ont été conservées les unes à la lumière (*l*), les autres à l'obscurité (*o*); placées le 1er septembre dans le révélateur, c'est-à-dire entre deux écrans, noir et blanc, opposés, elles se sont toutes déplacées dans le sens négatif; les premières ont commencé par se mouvoir vers l'écran noir, puis, arrivées vers le milieu du trajet, la position d'équilibre a subi une déviation vers l'écran blanc; pour les secondes, cela a été l'inverse.

Il est à remarquer que, vers le milieu du couloir, l'éclairement du fond est minimum ; la déviation de la position d'équilibre correspond donc à ce minimum.

6e FAIT. — *Si une littorine marche sur un fond dont l'éclairement est variable, au moment où le sens des variations de l'éclairement change, une déviation de la position d'équilibre se produit.*

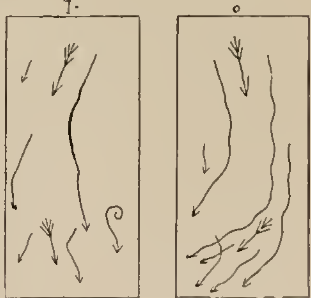


FIG. 31.

Déviations négatives et déviations positives. — On vient de le voir, sous l'influence de variations de l'éclairement, il se produit des déviations, passagères ou permanentes, de la position d'équilibre des littorines.

Une déviation sera dite *négative* lorsque (dans le révélateur) la position d'équilibre s'inclinera vers l'écran noir ; une déviation sera dite positive lorsque (dans les mêmes conditions) la position d'équilibre s'inclinera vers l'écran blanc.

7e FAIT. — *Une variation de l'éclairement entraîne suivant les cas* (voir en particulier fig. 31) *une déviation négative* (*o*) *ou une dé-*

viation positive (*l*). *Le sens de la déviation est le plus souvent le résultat d'un contraste.*

Changements accidentels dans les conditions d'hydratation. — *Passage de l'air dans l'eau.*

1er *cas : Pentes faibles* $\left(\frac{2}{30}\text{ et }\frac{4}{30}\right)$. — *Observations* (*fig.* 32 *et* 33). — *Littorina rudis* ; 7 septembre (morte eau). Le révélateur a été légèrement incliné ; la limite de l'air et de l'eau est disposée suivant xy ; au niveau de cette ligne, la trajectoire subit une déviation suivie de légères oscillations.

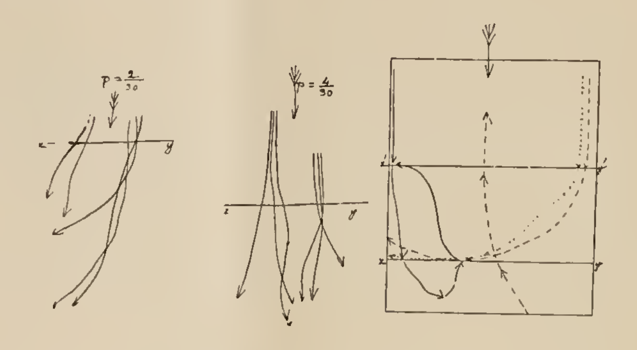


Fig. 32 à 34.

2e *cas : Pentes moyennes* $\left(\frac{7}{12}\right)$ *et pentes fortes* (*verticales*). — On observe également des oscillations.

Nota. — Il faut tenir compte également des différences d'éclairement déterminées par la distribution de l'eau ; la déviation peut se produire sur une lame de verre alors que l'eau est située par derrière.

Observation (*fig.* 34). — *Littorina rudis* ; 5 septembre (morte eau). Lame de verre fortement inclinée $\left(\frac{7}{10}\right)$; xy = niveau de l'eau sur la face antérieure ; $x'y'$ = niveau de l'eau de la face postérieure. En traits pleins, un trajet sur la face antérieure ; en traits discontinus et pointillés, plusieurs trajets sur la face postérieure.

8e Fait. — *A la suite du passage de l'air dans l'eau la trajectoire subit des oscillations, comme à la suite du passage de la lumière dans l'ombre.*

§ 8. — Oscillations spontanées (synchrones de la marée).

9e fait. — *Dans les oscillations provoquées par des variations de l'éclairement et de l'hydratation, la direction de la position d'équilibre, la direction du champ lumineux, subit de légères oscillations de part et d'autre d'une position moyenne, oscillations constituées par des alternances de déviations négatives (vers les écrans noirs) et de déviations positives (vers les écrans blancs); mais les littorines continuent toujours à se déplacer dans la direction (variable) du champ lumineux suivant le même sens (négatif).*

Les oscillations spontanées présentent des allures différentes; elles peuvent être d'amplitude beaucoup plus grande, et, en même temps, le sens du déplacement dans la direction du champ lumineux peut changer, de négatif devenir positif.

Ces oscillations sont différentes suivant qu'elles sont présentées par des littorines appartenant à la zone des *Fucus serratus* ou à celle des *Fucus platycarpus* (*L. obtusata* et *L. littorea*), ou par des littorines appartenant à la zone supra-littorale (*L. rudis*). Dans les premières zones, la période des oscillations est de 13 heures environ; dans la zone supra-littorale, au contraire, il y a des oscillations de deux sortes superposées, des oscillations d'une période de 14 jours et des oscillations d'une période de 13 heures.

On le voit, *les oscillations de la position d'équilibre des littorines correspondent rigoureusement aux oscillations, journalières et de quinzaine, de la marée.*

N. B. — Les heures seront comptées à partir de l'heure de la haute mer, négativement avant, positivement après.

Oscillations des littorines vivant dans la zone des Fucus serratus. — *Changement du sens du déplacement à l'heure de la basse ou de la haute mer chez les* Littorina obtusata *recueillies dans cette zone.*

1° *Passage du sens positif au sens négatif.* — *Observation* (*fig. 35*). — *Littorina obtusata* (jaunes) ; 28 août (grande marée). Des littorines, recueillies le matin même dans les prairies de *Fucus serratus* de la pointe aux Oies, ont été transportées en aquarium et observées d'heure en heure au cours de la journée.

Au moment où leur habitat d'origine allait commencer à découvrir (3 h. 5o du soir, c'est-à-dire + 3 h. après la haute mer), toutes ces littorines (sauf une) se dirigeaient dans le sens positif.

Trois heures après (6 h. 3o, + 6 h.), bien qu'ayant été placées à une lumière faible (derrière un store baissé) et en présence de l'eau,



Fig. 35 et 36.

le *sens de la propagation a changé de signe*, exactement comme pour les individus qui, dans leur habitat naturel, avaient été soumis à l'insolation et à la dessiccation.

2° *Passage du sens négatif au sens positif.* — *Observation* (*fig. 36*). — *Littorina obtusata* (jaunes) ; 3o août (grande marée). Des littorines, recueillies le matin même près des flaques à ulves de la zone des *Fucus serratus*, aux environs de la tour de Croy (Wimereux), ont été placées en aquarium avec de l'eau et des ulves.

Quand elles sont arrivées au laboratoire (11 h. 10, — 2 h. environ), elles se dirigeaient encore dans le sens négatif ; mais trois heures après (2 h., + 1 h. environ), le signe de la propagation était changé.

10e fait. — *Chez les* Littorina obtusata, *recueillies pendant les grandes marées dans la zone des* Fucus serratus, *le sens de la propagation change vers l'heure de la haute mer et vers l'heure de la basse*

mer ; dans le premier cas, il devient négatif; dans le second, il redevient positif.

Ceci correspond au changement de signe du phototropisme, entrevu par quelques auteurs chez divers animaux et signalé chez les littorines par Mitsukuri. Je montrerai que les choses sont plus compliquées que ne l'avait vu cet auteur et dépendent des variations de l'hydratation.

Oscillations des littorines vivant dans la zone des Fucus platycarpus. — *Oscillations pendant la durée d'une journée des* Littorina obtusata *recueillies dans cette zone. — Observation* (*fig.* 37).

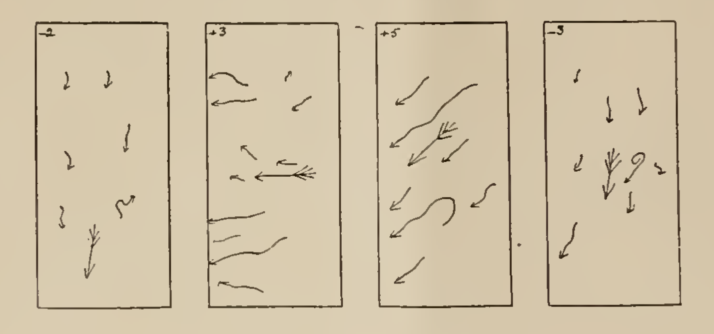


Fig. 37.

— *Littorina obtusata* ; 3 et 4 septembre (morte eau). Ces littorines, qui, la plupart, étaient de teinte foncée, ont été recueillies le matin, à mer basse, à la pointe aux Oies, dans les rochers anfractueux et couverts d'une couche épaisse de *Fucus platycarpus*. Elles ont été placées pendant 24 heures (2 h. s. le 3 à 2 h. le 4), sous une mince couche d'eau, dans le révélateur, c'est-à-dire entre les écrans, noir et blanc, opposés. Le temps était brumeux le 1er jour ; le 2e, il était clair, mais la fenêtre qui éclairait n'était pas du côté du soleil le matin, de sorte que l'éclairement (à part la nuit) a été presque constamment uniforme.

La position d'équilibre a oscillé entre deux positions extrêmes, l'une (— 2 h.) dirigée suivant l'axe longitudinal de la cuvette, dans le sens négatif, l'autre (+ 3 h.) dirigée presque perpendiculairement à l'écran noir.

11[e] FAIT. — *Chez les* Littorina obtusata *recueillies en morte eau dans la zone des* Fucus platycarpus, *la position d'équilibre subit des oscillations d'assez grande amplitude, mais le sens de la propagation reste (sauf de rares exceptions) constamment négatif.*

Oscillations, pendant la durée d'une journée, des Littorina littorea *recueillies dans la zone des* Fucus platycarpus. — On a vu plus haut que la zone des *Fucus platycarpus* est très accidentée et que les vignots, *Littorina littorea*, y vivent dans des conditions assez variées : sous les pierres à l'embouchure de la Slaack, en milieu presque constamment humide, ou bien sur les rochers qui, à la pointe d'Audresselles, subissent des dessiccations parfois prononcées.

12[e] FAIT. — *Chez les* Littorina littorea, *on observe les oscillations de la position d'équilibre, mais les amplitudes varient avec l'habitat et sont d'autant plus considérables que les variations d'hydratation sont plus considérables.*

Oscillations des littorines vivant dans la zone supra-littorale. — 1° *Changement du sens du déplacement chez les* Littorina rudis *à l'époque des grandes marées.* — Pendant les périodes de morte eau, les *Littorina rudis* suivent toutes le sens négatif (*phototaxie négative très marquée*), toutes les trajectoires sont parallèles entre elles ; pendant les périodes de grande marée, il se produit des perturbations dans les trajectoires, beaucoup plus accentuées à l'heure de la mer haute, et le sens du déplacement peut changer.

Observation (*fig.* 38). — *Littorina rudis*, du 28 août (grande marée) au 4 septembre (morte eau). Ces littorines, recueillies sur les rochers supra-littoraux d'Audresselles, se dirigeaient, avant la grande marée de fin août, toutes dans le sens négatif. Le 28 août, 3 heures après la haute mer, une proportion assez considérable des individus se dirigeait dans le sens positif ; cette proportion a diminué d'une façon considérable, le 31 (+ 3 h.) et surtout le 4 septembre (+ 5 h.). Au contraire, après la haute mer, les trajectoires ont été très irrégulières le 29 août (— 3 h.) et encore le 1[er] septembre (o).

2° *Oscillations pendant la durée d'une journée chez les* Littorina rudis *à l'époque des grandes marées.* — *Observation* (*fig.* 39). — *Littorina rudis* ; journée du 29 août. Les littorines, recueillies sur les

murs humides du Fort-Mahon, du côté de l'ombre, ont présenté des oscillations synchrones des mouvements de la marée, mais de faible amplitude.

13[e] FAIT. — *Chez les littorines supra-littorales, on peut observer deux sortes d'oscillations de la position d'équilibre :* 1° *des oscillations de grande amplitude correspondant aux mouvements de*



FIG. 38 et 39.

quinzaine de la marée ; 2° *des oscillations de faible amplitude correspondant aux mouvements quotidiens de la mer.*

Résumé. — 14[e] FAIT. — *Les mouvements oscillatoires de la position d'équilibre d'une littorine sont synchrones des mouvements de la marée que cet animal subit ; leur amplitude est proportionnelle à l'intensité des variations de l'hydratation ; p. c. elle varie avec les zones, les habitats, les époques.*

§ 9. — Persistance et amortissement des oscillations synchrones de la marée.

Persistance et amortissement. — Les faits relatifs aux oscillations synchrones de la marée sont fort curieux par eux-mêmes ; Mitsukuri avait entrevu l'un d'eux.

Mais un fait encore plus curieux (il m'est entièrement personnel) est le suivant :

15ᵉ fait. — *Quand une littorine est soustraite à son habitat naturel et aux oscillations de la mer, quand elle est placée en un milieu homogène et constant, elle continue à présenter les mêmes oscillations périodiques ; seule, l'amplitude des oscillations diminue progressivement.*

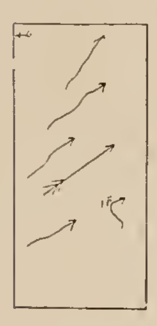
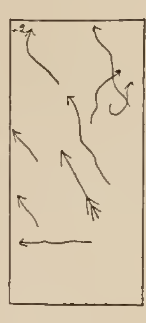
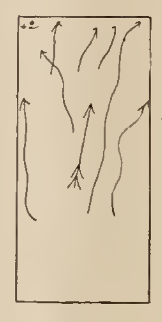




Fig. 40.

Observation (*fig.* 40). — *Littorina obtusata*, recueillies le 30 août matin à la tour de Croy, près des flaques à ulves de la zone des *Fucus serratus*, et placées depuis en aquarium, dans de l'eau avec des ulves. Quatre jours après, les oscillations ont encore lieu, mais avec une moindre amplitude qu'au début : direction de la position d'équilibre s'inclinant alternativement vers l'écran blanc (+ 4) et vers l'écran noir (— 2) ; *sens constamment positif.*

L'observation de la figure 38 a également montré la persistance des oscillations de la *Littorina rudis.*

Périodicité vitale. — Il faut voir là *une des manifestations* de la périodicité vitale présentée par les animaux littoraux. Cette périodicité vitale est surtout très nette chez les littorines supra-littorales, qui sont soumises dans la nature à une alternance régulière de dessiccations intenses et d'hydratations, le rythme étant de 14 jours.

Il est facile de constater, comme je l'ai fait au laboratoire de Wimereux, que :

16e FAIT. — *Chez les* Littorina rudis *des rochers supra-littoraux, ce rythme vital subsiste pendant plusieurs mois quand on isole ces animaux des conditions naturelles et qu'on les place dans un milieu homogène et constant* (BOHN, *C. R. Académie des sciences*, 17 octobre 1904).

1er cas : Air humide. — Pendant les premiers jours des grandes marées, on voit les littorines abandonner successivement les anfractuosités des cailloux et les parties les plus obscures du bocal, où elles viennent de mener la vie ralentie, pour gagner les régions les plus hautes et les plus éclairées.

Ainsi, par exemple, les 7, 8, 9, 10 et 11 septembre, la mer montait chaque jour de plus en plus (marées de 82 à 94), recouvrant progressivement les rochers supra-littoraux ; en aquarium, la proportion pour 100 des individus situés en dehors des cailloux a varié de la manière suivante :

	5 septembre (morte eau).	8.	10.	11.
Premier lot isolé depuis le 17 août. . . .	39	59	67	78
Deuxième — — 4 septembre. .	22	35	56	63

Le 13 septembre, *subitement*, presque toutes les littorines se sont rassemblées dans la région la plus éclairée ; peu après, elles se sont éparpillées de nouveau, effectuant des sinuosités variables jusqu'à ce qu'elles rencontrassent les infractuosités des cailloux.

2e cas : Air sec. — Le jour où la mer atteint le niveau le plus élevé, malgré la dessiccation persistante, les littorines sortent de leur torpeur et effectuent quelques mouvements. En ajoutant un peu d'eau, la mise en branle est instantanée et générale.

Ainsi la périodicité vitale des *Littorina rudis* se manifeste par des changements de distribution par rapport au support matériel (anfractuosités, parois lisses diversement inclinées) et aux surfaces diversement éclairées. On peut mettre en évidence d'une façon très nette cette périodicité par l'étude analytique des réactions des litto-

rines vis-à-vis des chocs, de la pesanteur, de la lumière : 1° pendant les grandes marées, la moindre secousse provoque les mouvements de l'animal, tandis que, pendant la morte eau, celui-ci présente une *grande inertie* (voir p. 21) ; 2° pendant la morte eau, le géotropisme et le phototropisme deviennent progressivement négatifs ; pendant les grandes marées, au contraire, le géotropisme et le phototropisme deviennent progressivement positifs.

Ces variations des tropismes synchrones des oscillations de quinzaine de la mer constituent un fait biologique des plus intéressants. Elles paraissent liées aux variations de l'hydratation et sont présentées précisément par les animaux supra-littoraux qui subissent alternativement des dessiccations et des hydratations ; je l'ai constaté, non seulement chez les mollusques, mais encore chez des annélides (*Hediste*, *Arenicola*), chez des crustacés (*Talitrus*).

Auparavant (*Comptes rendus*, 12 octobre 1903) j'avais décrit les mouvements oscillatoires des *Convoluta*, synchrones de la marée, c'est-à-dire des oscillations de quinzaine et diurnes qui rappellent singulièrement les oscillations que j'ai décrites chez les littorines dans les paragraphes précédents.

Prétendue mémoire. — On a qualifié ces phénomènes de *souvenirs* de la marée. Je rejette ce mot *souvenir*, je rejette égament le mot *mémoire*, ces mots appartenant au langage anthropomorphique. Le « souvenir de la marée » le plus frappant est présenté par les *Convoluta*, vers ciliés qui vivent sur les plages, qui ne sont guère plus gros que des grains de sable, mais qui forment par leur accumulation d'immenses taches vertes, qui apparaissent et disparaissent alternativement. Les taches disparaissent quand la mer revient, quelquefois un peu avant; si les *Convoluta* ne s'enfonçaient pas dans le sable, elles seraient écrasées par les chocs; les taches réapparaissent quand la mer découvre, les *Convoluta* remontant en masse à la surface. Elles présentent donc sur les plages des mouvements alternatifs d'ascension et de descente, qui sont synchrones de ceux de la marée, mais inverses. Or, *ces mouvements persistent en aquarium*. « L'indépendance des mouvements oscillatoires des *Convoluta* par rapport à la plupart des conditions est des plus

curieuse : elle n'est pas primitive ; elle est acquise manifestement ; elle vient contredire formellement ceux qui attribuent tous les phénomènes qui se passent à un moment donné dans un être aux seules causes actuelles. »

Les oscillations présentées par les *Convoluta*, les littorines et les autres animaux littoraux ont pu être comparées aux oscillations du fil à plomb. « Quand on écarte légèrement un fil à plomb de sa position d'équilibre, il se met à effectuer des oscillations, dites pendulaires, oscillations d'amplitude décroissante qui sont soumises à des lois parfaitement déterminées et qu'on peut traduire par la formule :

$$v = a \cos \frac{2\pi t}{T}.$$

De même, quand on modifie légèrement l'état physico-chimique d'une masse de matière vivante, cet état se met en général à subir des variations oscillatoires d'intensité décroissante, qui paraissent soumises à des lois fixes et qui trouveraient leur expression dans une somme de sinus ou de cosinus. » Dans la nature, ces oscillations sont provoquées et entretenues, en quelque sorte, par les oscillations de la marée (§ 8 et 9).

§ 10. — Importance de l'hydratation dans les phénomènes précédents.

Tous les phénomènes d'oscillations semblent être liés à des variations d'hydratation.

17ᵉ fait. — *Les littorines des hauts niveaux* (L. rudis *des rochers supra-littoraux*), *qui subissent des dessiccations prolongées et intenses, se meuvent le plus habituellement suivant la direction du champ lumineux dans le sens négatif* (phototaxie négative) ; *les littoraux des bas niveaux* (L. obtusata *de la zone des* F. serratus), *qui ne subissent que des dessiccations très courtes et très faibles, se meuvent le plus habituellement suivant la direction du champ lumineux dans le sens positif* (phototaxie positive). *Les changements de*

sens correspondent, dans le 1er cas, à l'époque où la mer est la plus haute; dans le 2e cas, à l'heure où la mer est basse. Les littorines de moyens niveaux (L. littorea *de la zone des* F. platycarpus) *présentent des oscillations d'autant plus prononcées que la dessiccation est plus intense. Dans tous les cas, vers l'heure de la mer basse, heure où se produisent les dessiccations dans la nature, la direction du champ lumineux subit une déviation négative, c'est-à-dire s'incline vers l'écran noir.*

Il y a un contraste très marqué entre les littorines des hauts niveaux et les littorines des bas niveaux, contraste que l'on observe encore en employant le dispositif suivant :

Observation. — On dispose, dans un cristallisoir renfermant une mince couche d'eau et recouvert d'un disque de verre, des littorines d'espèces et d'habitats variés :

1° Des *Littorina rudis* provenant des rochers supra-littoraux à parois verticales (murs Fort-Mahon) ;

2° Des *Littorina rudis* provenant des rochers supra-littoraux à parois horizontales (pointe aux Oies) ;

3° Des *Littorina littorea* provenant de la face inférieure des pierres à l'embouchure des estuaires (Slaack) ;

4° Des *Littorina littorea* provenant des rochers qui constituent les pointes rocheuses (Audresselles) ;

5° Des *Littorina obtusata* provenant des prairies de *Fucus serratus* (pointe aux Oies).

Ces littorines se partagent en deux groupes situés dans la rainure supérieure *sous le couvercle*, aux deux extrémités du diamètre qui est orienté suivant la direction du champ lumineux. *Le groupe* α, *qui est tourné du côté de la lumière, comprend les littorines qui ont une phototaxie négative; le groupe opposé* β *comprend les littorines qui ont une phototaxie positive* (18e FAIT).

Cette contradiction se dissipe dès que l'on se souvient que le signe des taxies change avec la position renversée de l'animal.

Pendant les mortes eaux, les *Littorina rudis* du Fort-Mahon appartiennent au groupe α, tandis que les *Littorina obtusata* des bas niveaux appartiennent au groupe β. Chez les *Littorina rudis*

recueillies parmi les mares d'eau des rochers supra-littoraux de la pointe aux Oies, il y a des dissidents, en tout cas le groupement est moins compact (de plus, trajectoires non parallèles). Pour les *Littorina littorea*, il y a de grandes variations avec les habitats, les heures.

19e FAIT. — *En conservant des littorines pendant un certain temps, constamment soit en milieu sec, soit en milieu humide, on arrive à modifier plus ou moins la direction de la position d'équilibre, dans le sens prévu.*

Mais, dans ces expériences, il y a lieu de tenir compte de la *superposition des causes actuelles et des causes passées :* il semble beaucoup plus difficile d'hydrater un animal littoral pendant les périodes de morte eau que pendant les périodes de grande marée, à l'heure de la mer basse qu'à l'heure de la mer haute. Les oscillations acquises dans la nature et les oscillations provoquées dans les laboratoires peuvent se superposer de façons assez diverses, comme les ondes étudiées en physique peuvent s'ajouter ou interférer !

Là réside la complexité des phénomènes biologiques. Pour débrouiller cette complexité, il est nécessaire, quand il s'agit d'un animal littoral, de noter l'habitat, l'époque et l'heure de la marée au moment de l'observation. Il ne faut pas méconnaître le *passé* de l'animal !

APPENDICE. — AUTRES MOLLUSQUES GASTÉROPODES LITTORAUX.

J'ai étudié d'autres gastéropodes que les littorines : des troches, des patelles, des éolis.

Troches. — Ce sont les troches qui se rapprochent le plus par leur genre de vie des littorines ; seulement, ils vivent aux niveaux inférieurs.

En ce qui concerne leur équilibre vis-à-vis de la lumière et de sa gravitation, ils se comportent essentiellement comme les littorines ; seulement la gravitation l'emporte sur les attractions lumineuses ; on observe cependant le phénomène d'attraction par les cailloux ; les taxies sont en général négatives, mais il paraît y avoir également des

variations de quinzaine, correspondant aux époques de grande marée qui amènent l'émersion des roches où se trouvent ces troches.

Patelles. — Ces animaux plus sédentaires se comportent autrement; leur équilibre, auquel j'espère consacrer prochainement un mémoire spécial, a lieu presque exclusivement par rapport au relief du support matériel.

Éolis. — Le genre de vie est différent et varie d'ailleurs avec les saisons. En septembre, les mouvements de reptation de l'*Eolis coronata* à la surface de l'eau, malgré leurs incessantes variations et leur apparence de « mouvements spontanés », se faisaient souvent suivant la direction du champ lumineux et subissaient d'une manière très nette l'influence des surfaces d'ombre et de lumière.

Chez les animaux supérieurs, les mouvements « dits spontanés » seraient-ils le résultat de la superposition d'*oscillations acquises nombreuses* et d'*oscillations provoquées faciles*?

En voulant répondre à cette question, je sortirai du domaine positif des faits. (Voir *Controverses*.)

CHAPITRE II

LES HEDISTE DIVERSICOLOR

Les *Hediste diversicolor* sont des annélides qui, au point de vue biologique, offrent ce grand intérêt de pouvoir supporter des variations considérables dans la salure de l'eau. Les faits que j'ai observés sur eux me permettront de discuter avec profit les faits fournis par l'observation des littorines.

Habitat. — Ces annélides vivent dans les estuaires saumâtres. Au pied du château du Guildo (estuaire de l'Arguenon, Côtes-du-Nord), on les trouve dans la vase, à des niveaux différents : 1° dans des endroits recouverts à chaque marée par une épaisse couche d'eau marine ; 2° sous des nappes d'eau saumâtres peu profondes, se tarissant plus ou moins à chaque marée ; 3° dans des ruisseaux d'eau douce où l'influence de la mer se fait peu sentir. Près du pont d'Ambleteuse (embouchure de la Slaack, Pas-de-Calais), on les trouve dans du sable vaseux, à une certaine distance du lit de la rivière, sable qui n'est recouvert par la mer que quand la marée est assez forte et par conséquent qui se dessèche pendant les périodes de morte eau. Ils habitent des galeries, qui viennent s'ouvrir perpendiculairement à la surface, mais qui deviennent sinueuses dans la profondeur et forment des réseaux variés.

Mouvements généraux du corps. — Le corps effectue des *mouvements ondulatoires sinusoïdaux*. Tantôt des *ondes latérales* de faible longueur et de faible amplitude déterminent, dans la région antérieure du corps, le balancement des parapodes et par suite la marche ; tantôt des *ondes latérales*, au nombre de 8, 7... 3, 2... et

d'amplitudes de plus en plus considérables, parcourent toute la longueur du corps d'arrière en avant et déterminent la natation quand l'amplitude est suffisante ; tantôt, enfin, des *ondes sagittales* de moyenne longueur et de moyenne amplitude déterminent, quand l'annélide est dans le sable, une circulation d'eau.

Influence de l'éclairement des yeux. — De chaque côté de la tête se trouvent deux yeux ; bien que ceux-ci soient réduits presque à des points, la lumière qu'ils reçoivent exerce une action considérable sur l'activité musculaire de tous les segments de la néréide : à certains moments, la lumière excite les mouvements musculaires ; à d'autres, elle les inhibe (voir *Société de biologie*, 22 octobre 1904). Dans ce qui va suivre, je supposerai que l'on est dans une *période où la lumière a une action excitante*, c'est-à-dire une période de dessiccation (morte eau) :

1° *Suppression de l'éclairement de la totalité des yeux*. — Cette suppression entraîne celle des ondes latérales et l'exagération des ondes sagittales.

Lorsque l'annélide occupe une galerie obscure, le corps présente presque constamment des ondulations sagittales qui déterminent le renouvellement de l'eau dans la galerie, milieu confiné.

Il en est encore de même lorsque le ver se trouve placé dans une obscurité presque absolue. Enfin, il suffit de sectionner la tête d'une *Hediste* pour que les ondes sagittales deviennent et restent très fréquentes, même si l'eau est fortement aérée.

2° *Diminution de l'éclairement de la totalité des yeux*. — L'obscurité est quelque chose d'essentiellement relatif.

a) Si une *Hediste* passe brusquement d'une région éclairée dans une région obscure, les ondulations latérales s'annulent ou s'affaiblissent, et par suite la locomotion s'arrête ou se ralentit beaucoup, du moins pendant un certain temps. C'est là l'*arrêt momentané dans les ombres*, que j'ai déjà décrit à plusieurs reprises, et qui, ayant pour conséquence le *rassemblement rapide des animaux dans les ombres*, donne l'illusion d'une action tropique de la lumière, alors qu'en réalité le rassemblement est dû à une simple action tonique de la lumière.

b) Si une *Hediste* s'approche en marchant d'une paroi obscure ou d'une ombre portée, cette paroi ou cette ombre étant placée devant les deux yeux de manière à diminuer *simultanément* leur éclairement, les ondulations latérales de faible amplitude, qui se propageaient dans la partie antérieure, s'arrêtent ou s'affaiblissent, et de grandes ondulations apparaissent au niveau des derniers segments, qui subissent encore, directement, l'influence de la lumière ; il y a *transformation de la marche en natation :* le ver pénètre comme une flèche dans l'ombre.

La diminution de l'éclairement de la totalité des yeux entraîne donc, ou bien l'inhibition des ondulations latérales accompagnée de l'exagération des ondulations sagittales, ou bien seulement l'inhibition des ondulations latérales de la partie antérieure (marche) accompagnée de l'exagération des ondulations latérales qui naissent à la partie postérieure (natation).

3° *Suppression de l'éclairement des yeux de l'un des côtés du corps.* — Cette suppression entraîne une inhibition dans le fonctionnement musculaire de ce côté, et par suite des mouvements de manège (*Société de biologie*, 22 octobre 1904) (*fig. 41*, *A*).

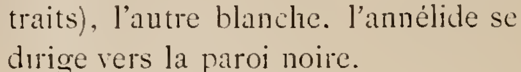
J'attache une très grande importance à ces mouvements de manège. Je consacrerai dans la 2e partie de ce travail tout un chapitre à les étudier.

4° *Diminution de l'éclairement des yeux de l'un des côtés du corps.* — Si une *Hediste* s'approche en marchant d'une paroi obscure ou d'une ombre portée, cette paroi ou cette ombre étant placée sur le côté de l'animal de manière à ne diminuer que l'éclairement des yeux situés d'un côté du corps, il s'établit une dissymétrie dans le fonctionnement des deux côtés du corps, et par suite une déviation vers la paroi obscure ou l'ombre (*fig.* 41, *C*).

On retrouve là les attractions par les surfaces noires, verticales ou horizontales.

Attractions et répulsions lumineuses. — A ce point de vue, les *Hediste* se comportent d'une façon comparable aux littorines. Dans un champ lumineux, il existe pour elles une position d'équilibre qui n'est pas sensiblement différente de la position d'équilibre des

littorines, *direction du champ lumineux*. Cette position d'équilibre s'incline vers les écrans noirs, s'écarte des écrans blancs, du moins pendant les périodes de morte eau. Si l'on place une *Hediste* (aux yeux intacts) dans une cuve orientée suivant la direction du champ lumineux, entre deux parois parallèles (*fig.* 41, *B*), l'une noire (deux



traits), l'autre blanche, l'annélide se dirige vers la paroi noire.

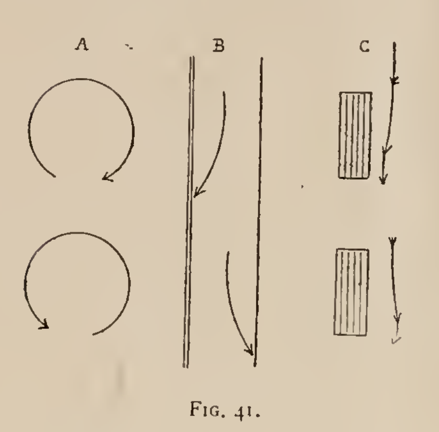


Fig. 41.

Il y a là en réalité, comme je le montre plus loin, un mouvement de manège : l'œil droit, qui est tourné vers la paroi noire, reçoit moins de lumière que l'œil gauche tourné vers la paroi blanche; la différence d'éclairement entre les deux yeux étant assez faible, le mouvement de manège se fait suivant un cercle de très grand rayon.

Oscillations lumineuses. — Ici encore les *Hediste* se comportent d'une façon comparable aux littorines. On peut provoquer des oscillations et on peut observer, même après isolement en aquarium, des oscillations synchrones des mouvements de la marée.

J'ai supposé dans ce qui précède que la lumière reçue par l'œil a une action excitatrice sur les mouvements musculaires. Mais il n'en est pas toujours ainsi; *cela dépend du degré de l'hydratation des tissus*, comme pour les littorines. Il suffit de placer une *Hediste* dans du sable qui subit la dessiccation pour que l'action excitatrice augmente; au contraire, à la suite de toutes les influences hydratantes, l'action excitatrice diminue et est remplacée souvent même par une action inhibitrice. Toutes les réactions de l'annélide sont alors changées : 1° les mouvements sont plus actifs à l'ombre qu'à la lumière ; 2° le ver accélère ses mouvements quand il sort de l'ombre ; 3° il est repoussé par les ombres ; 4° le mouvement de manège qui provient de la suppression unilatérale des yeux se fait en sens inverse.

1re *conséquence : Variations des mouvements avec la marée, dans le cas d'un habitat qui subit alternativement la dessiccation*,

par suite du retrait de la mer, et l'hydratation, par suite du retour de la mer (la Slaack). — 1° *Variations journalières.* — J'ai observé un lot d'*Hediste* recueilli sur les bords de la Slaack à l'heure de la mer basse après une période de grande marée, c'est-à-dire après une période pendant laquelle les annélides avaient subi alternativement le flux et le reflux de la mer ; ayant placé ces *Hediste* dans un amas de sable vaseux au milieu d'une grande cuvette de verre circulaire, j'ai constaté qu'elles sortaient successivement du sable, se dirigeant toutes suivant une direction parfaitement déterminée, dans un sens déterminé : *direction du champ lumineux, sens négatif.*

J'ai orienté alors une cuve parallélipipédique, 30 × 15 centimètres, suivant cette direction, et j'ai placé sur les faces latérales, d'un côté un écran noir, de l'autre un écran blanc (dispositif du révélateur) : la direction du champ lumineux s'est légèrement inclinée vers l'écran noir.

Ayant observé d'heure en heure la position de cette direction, j'ai constaté qu'elle oscillait régulièrement autour d'une position moyenne à mesure que la mer montait, c'est-à-dire à mesure que le sable de l'estuaire, toujours immergé, se desséchait, la position du champ lumineux s'inclinait vers l'écran noir ; mais, tout à coup, une heure avant la haute mer, au moment où l'eau venait imbiber le sable des bords de la Slaack, dans l'aquarium la position du champ lumineux subissait une déviation accentuée vers l'écran blanc, déviation qui était complète quelques heures après la mer haute ; l'oscillation inverse se produisait vers l'heure de la mer basse (*fig. 42*).

Outre ces *oscillations de la direction du champ lumineux*, c'est-à-dire de la direction suivant laquelle les annélides se déplacent, j'ai observé des *variations dans le sens du déplacement* suivant cette direction : 1° quand les lignes de force lumineuses (trajectoires) sont inclinées vers l'écran noir, elles ne sont parcourues que dans un sens, le sens qui les conduit vers les régions les plus obscures, *sens négatif* ; 2° à mesure que les lignes de force lumineuses s'inclinent vers l'écran blanc, de plus en plus elles sont parcourues dans les deux sens, et il en résulte un va-et-vient continuel.

2° *Variations de quinzaine.* — Après une période de morte

eau, les lignes de force sont beaucoup plus inclinées vers l'écran noir, elles sont presque toujours parcourues dans le sens négatif : les *Hediste* se rendent dans les parties les plus obscures de l'aquarium et y restent inertes. Au contraire, après les périodes de grande marée, les lignes de force sont plus inclinées vers l'écran blanc ; elles sont parcourues dans les deux sens ; les *Hediste* présentent une activité considérable.

2e *conséquence : Variations des mouvements avec les habitats, et en particulier avec les variations de salure de l'eau.* — Il y a des oscillations provoquées par le passage de l'eau de mer dans l'eau saumâtre, de l'eau saumâtre dans l'eau douce.

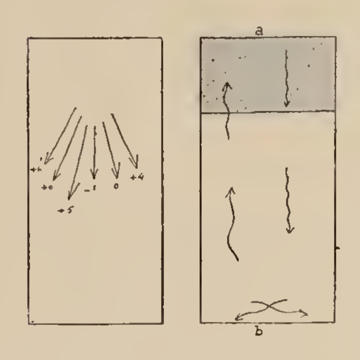


Fig. 42 et 43.

On peut s'expliquer facilement les variations d'allure suivant les habitats que j'ai décrits à la Société de biologie en décembre 1903. Ce que j'ai dit peut se résumer de la façon suivante. Dans les flaques d'eau saumâtre qui peuvent se dessécher, les mouvements par rapport aux ombres peuvent être accentués (*phototaxie négative parfois très accentuée*) ; dans les habitats constamment couverts, ou par l'eau presque douce, ou par l'eau de mer, la phototaxie négative est moins prononcée et les variations moins accentuées.

Tactismes et tropismes. Leur conflit. — On a l'habitude de dire que les réactions qui s'observent lorsqu'un animal est exposé à la lumière sont de deux sortes : suivant que l'animal se dirige dans « le sens des rayons lumineux » ou en sens contraire (*phototropisme* négatif ou positif, ou mieux *phototaxie* négative ou positive), ou suivant qu'il se place dans les endroits plus ou moins éclairés (*phototactisme positif ou négatif*). On verra dans la suite le cas que je fais de ces mots. Les *étiquettes quelles qu'elles soient sont toujours dangereuses à employer.*

Lorsque les *Hediste* ont subi une dessiccation, la lumière a la propriété d'exciter, *par l'intermédiaire de l'œil et du système ner-*

veux, les mouvements musculaires; il en résulte : 1° que ces vers s'arrêtent dans les plages d'ombre (*phototactisme négatif*) ; 2° qu'ils se dirigent vers les surfaces d'ombre, la trajectoire s'incurvant du côté le moins excité (*phototropisme ou phototaxie négatif*). Lorsque les *Hediste* ont subi une hydratation, la lumière a la propriété d'inhiber les mouvements musculaires, et les réactions sont du signe contraire.

On observe parfois, en particulier chez les *Hediste*, comme un conflit entre les « tactismes » et les « tropismes ». Pour comprendre ce conflit, il faut se souvenir des lois des attractions et des répulsions lumineuses énoncées plus haut.

Observation (*fig. 43*). — *Hediste diversicolor* ; 16 septembre (fin grande marée). Une cuvette parallélipipédique est disposée suivant la direction du champ lumineux; le sens négatif du déplacement, sens le plus fréquent, est de *a* vers *b*. On projette du côté de *a* sur le fond une ombre, tandis qu'on s'arrange pour que le fond à l'autre extrémité soit insolé. Les littorines placées en *a* suivent les lignes de force lumineuses dans le sens négatif; mais arrivées en *b*, elles ne peuvent rester à cette extrémité où l'excitation par la lumière est trop forte ; elles reprennent le sens positif et s'arrêtent dans l'ombre, pour repartir après un court repos.

Il y a là un va-et-vient continuel, *comme si* l'animal cherchait en vain une position d'équilibre stable.

C'est là, somme toute, un mode particulier des oscillations que tout animal effectue de l'ombre vers la lumière et *vice versa*, et dont j'aurai à montrer l'importance dans la discussion des faits que je vais aborder.

DEUXIÈME PARTIE

DISCUSSION DES FAITS

Dans la première partie de ce mémoire, j'ai fait connaître *un grand nombre de faits nouveaux*, relatifs les uns aux attractions lumineuses, les autres aux oscillations lumineuses. Je vais maintenant discuter ces faits, en les rapprochant d'autres faits déjà connus ou nouveaux également : 1° je mettrai en parallèle les *attractions lumineuses* et les *mouvements de manège* provoqués par un éclairement inégal des deux yeux, et je serai conduit, non à établir une « *nouvelle théorie de phototropisme* », mais à montrer que la théorie orthodoxe est insuffisante; 2° je mettrai en parallèle les *oscillations lumineuses* et les *variations de l'hydratation des tissus* (*anhydrobiose*), et j'y rattacherai les changements de sens du phototropisme, déjà entrevus par un certain nombre d'auteurs. Enfin, je reléguerai tout à la fin du mémoire les interprétations qui peuvent être difficilement vérifiées par l'observation et l'expérience et les *controverses* auxquelles elles pourraient donner lieu.

CHAPITRE PREMIER

LES MOUVEMENTS DE MANÈGE

§ 1. — Mouvements de manège en général.

Les mouvements de manège d'après Anatole France. — Dans « le puits de Sainte-Claire », Anatole France a mis par écrit les contes que le R. P. Adone Doni lui aurait faits, aux environs de Sienne, sur la route sauvage de Monte Oliveto. L'un de ces contes, « le joyeux Buffalmacco », est fait pour nous intéresser particulièrement. Buonamico Cristofani, surnommé Buffalmacco pour son humeur joyeuse, faisait son apprentissage dans l'atelier d'Andrea Tafi, peintre et mosaïste; celui-ci peignait à la fresque, avec des couleurs broyées dans la manière des Grecs, qui était alors la seule connue; il ne prenait jamais de repos et n'en donnait jamais à ses apprentis; pour que ses couleurs, ses pâtes de verre et ses enduits fussent préparés dès la pointe du jour, il se levait au milieu de la nuit pour réveiller ces jeunes garçons; or, rien n'était plus pénible à Buffalmacco, qui imagina une farce susceptible d'effrayer son maître. Il recueillit dans une cave deux douzaines de blattes et les mit dans un sac; la nuit, une demi-heure avant le moment où le Tafi avait l'habitude de se réveiller, il sortit les blattes une à une et leur attacha sur le dos, au moyen d'une aiguille courte et fine, une petite chandelle de cire. « A mesure qu'il allumait les chandelles, il lâchait les blattes dans la chambre. Ces bêtes sont assez stupides pour ne point sentir la douleur, ou du moins pour n'en point être étonnées. Elles se mirent à cheminer

sur le plancher, d'un pas que la surprise et quelque vague crainte rendaient un peu plus rapide que de coutume. Et bientôt *elles se mirent à décrire des cercles*, non parce que cette figure, comme dit Platon, est parfaite, mais par l'effet de l'instinct qui pousse les insectes à tourner en rond, pour s'échapper à tout danger inconnu (1). Buffalmacco, de son lit où il s'était jeté, les regardait faire et s'applaudissait de son artifice. Et vraiment rien n'était plus merveilleux comme ces feux imitant en petit l'harmonie des sphères, telle qu'elle est représentée par Aristote et ses commentateurs. On ne voyait point les blattes, mais seulement les lumières qu'elles portaient, et qui semblaient des lumières vivantes. Au moment où ces lumières formaient dans l'obscurité de la chambre plus de cycles et d'épicycles que Ptolémée et les Arabes n'en observèrent jamais en suivant la marche des planètes, la voix du Tafi s'éleva, aigrie par la pituite et par la colère. » Le Tafi poussa rudement la porte de la chambre, mais, voyant des feux qui couraient tout le long du plancher, il se mit à trembler de tous ses membres. « Ce sont des diables et de malins esprits, pensa-t-il. Ils cheminent *avec quelque* idée *de la mathématique*, en quoi il m'apparaît que leur puissance est grande.. », et il descendit l'escalier de toute la vitesse de ses vieilles jambes.

Le fait conté par A. France est des plus vraisemblables et peut être rapproché avec profit des faits que j'ai observés récemment et qui m'ont conduit à une explication des attractions lumineuses et à une conception nouvelle du phototropisme, applicable, non seulement aux insectes, mais encore aux crustacés, aux mollusques, aux annélides.

Animaux qui peuvent présenter des mouvements de manège. — Les mouvements de manège sont, d'ailleurs, des plus faciles à produire chez une foule d'animaux. Ils ont fait l'objet de nombreuses expériences chez les vertébrés ; les annélides, les gastéropodes, les crustacés et les insectes les présentent dans maintes circonstances ; on peut les déterminer également chez les oursins.

La facilité avec laquelle les mouvements rotatoires se manifes-

(1) Ceci est en tout cas *inexact*.

tent chez les insectes en fait, d'après Binet, « un des caractères les plus importants de la physiologie nerveuse de ces animaux ».

Je sortirais du cadre de ce travail si je rendais compte ici des nombreux travaux qui ont été faits à ce sujet : je me contenterai d'extraire de ces travaux quelques faits fondamentaux, pour les rapprocher des faits tout nouveaux que j'ai observés récemment chez les vers et les mollusques.

Les premiers faits importants à signaler, au point de vue auquel je me place ici, sont dus à Binet, qui a consacré, dans sa thèse sur le système nerveux sous-intestinal des insectes (**94**), une étude assez détaillée sur le *mouvement de manège chez les insectes*, où il discute les résultats des travaux antérieurs aux siens, où il les contrôle et les complète. Binet, après avoir rappelé que Treviranus paraît être le premier auteur qui ait constaté le mouvement de manège chez un insecte, après avoir cité les noms de Burmeister, Reugger, Dugès, Walckeneer, Dujardin, et celui de Yersin, rend compte des « admirables recherches » de Faivre sur le dytique, mais ne parle guère de ceux de Raphaël Dubois sur les élatérides lumineux : la méthode graphique avait été appliquée, mais « malheureusement les tracés pris par ce physiologiste sont peu nets et peu démonstratifs ».

Diverses sortes de mouvements rotatoires. — Chez les insectes, comme chez les mammifères d'ailleurs, les mouvements rotatoires présentent un grand nombre de variétés (Beaunis, Binet). Les principales sont :

1° *Mouvements de manège proprement dit :* l'animal décrit un cercle de plus ou moins grand rayon ; l'axe du corps se courbe et constitue constamment une partie de la circonférence du cercle ;

2° *Rotation en diamètre de cercle, rotation en rayon de cercle,* autour d'un axe perpendiculaire à l'axe du corps et au plan sur lequel il se déplace, passant tantôt par le milieu du corps, tantôt par son extrémité postérieure ;

3° *Roulement*, ou rotation autour de l'axe longitudinal.

Diverses manières de provoquer les mouvements rotatoires chez les insectes. — Le plus sûr moyen est de faire une lésion unilatérale, qui intéresse seulement un des ganglions

cérébroïdes ; c'est le moyen qui avait été employé par Treviranus chez un *Orgya pudibunda*, puis par Yersin chez des orthoptères. On peut également provoquer le tournoiement par la section des deux pédoncules cérébraux, par une lésion unilatérale des ganglions sous-œsophagiens ou des premiers ganglions thoraciques, par la section d'un des deux connectifs réunissant ces divers ganglions.

D'après Binet, on peut reproduire chez un insecte les phénomènes observés dans les cas précédents sans faire subir de lésions à son système nerveux ; il suffit de fixer sur le bord externe d'un élytre un petit fragment de cire, dont le poids, calculé d'après la taille de l'animal, doit ne pas être assez considérable pour renverser l'animal sur le côté ou sur le dos, mais doit être cependant suffisant pour modifier la direction de la marche.

Depuis Binet, on a reconnu que certaines altérations unilatérales ou certaines excitations asymétriques des téguments, des appendices, des organes des sens, suffisent pour produire des mouvements de manège : section d'une antenne, noircissement d'un œil. Je consacrerai un paragraphe spécial aux très intéressantes expériences qui ont été faites récemment dans ce sens.

Mécanisme de la production des mouvements rotatoires chez les insectes. — Pour Faivre, les mouvements rotatoires provoqués étaient des mouvements volontaires. Cela a été le mérite de Binet de montrer la fausseté de cette assertion. Les cérébroïdes ne commandent pas ces mouvements rotatoires, puisqu'on peut les séparer de la chaîne nerveuse ventrale ; les graphiques indiquent que, « si l'insecte marche en cercle, c'est que les pattes d'un côté, ayant un pas plus allongé que les autres pattes, l'entraînent à tourner ». Binet émet l'*hypothèse* suivante : « *la cause primitive du mouvement de manège consiste dans une excitation inégale des deux côtés du corps* », qui lui paraît avoir l'avantage de grouper tous les faits connus.

Sur ce point, je suis absolument de l'avis de Binet, et c'est de la même manière que j'expliquerai les mouvements de manège provoqués par un éclairement inégal des deux yeux ; mais je ne le suivrai pas complètement dans les considérations qu'il développe au sujet de

la combinaison du mouvement de manège avec un mouvement de translation rectiligne dans un sens constant, qu'il considère, celui-là, comme « volontaire ». Il prend comme exemple particulier précisément la rotation d'une blatte (*Blaps mortisaga*). « Il paraît, dit-il, à peu près certain que le mouvement de translation de ce *Blaps* est un *mouvement volontaire*, car il se produit constamment dans le même sens; il paraît avoir pour but de fuir la lumière, et il peut changer de sens si on modifie l'éclairage. Quant au mouvement de rotation, ce n'est point un *mouvement de hasard*, dû au caprice de l'animal, car celui-ci a eu un des cérébroïdes piqué deux mois auparavant, et depuis cette époque il ne cesse pas de tourner en cercle. L'animal se trouve donc le siège de deux impulsions : une impulsion *volontaire*, qui lui fait éviter la lumière crue du jour (les *Blaps* sont des espèces photophobes), et une impulsion *involontaire*, *pathologique*, qui l'oblige à décrire des cercles. Il arrive à concilier, dans une certaine mesure, ces deux impulsions, en décrivant une ligne spirale, qui lui permet à la fois de s'éloigner de la source lumineuse et de tourner en cercle. »

Ainsi l'animal pourrait lutter dans une certaine mesure contre la tendance de tourner en cercle, mais il finit toujours par tourner. La rotation est en quelque sorte fatale : un grillon auquel on a fait la section du pédoncule cérébral droit, « ne demeure pas longtemps auprès d'une bribe de pain à laquelle il semble manger avec avidité ; peu à peu il se déplace à gauche, et l'aliment se trouve hors de sa portée ;... il semble être dans l'impossibilité de s'approcher du pain volontairement » (Yersin) ; « lorsqu'on effraye avec le doigt un animal qui marche en manège, il précipite sa course pour fuir le doigt, mais il n'est pas moins obligé de décrire un cercle, qui parfois le ramène précisément à son point de départ » (Binet).

Tout ceci est intéressant, car les mouvements des littorines par rapport à la lumière (que Binet considère comme volontaires) paraissent être eux-mêmes des mouvements de manège déterminés par un inégal éclairement des yeux (mouvements de manège que Binet considérerait comme non volontaires).

§ 2. — Mouvements de manège déterminés par un inégal éclairement des deux yeux.

Je vais étudier maintenant ces mouvements de manège, que non seulement on peut provoquer dans les laboratoires, mais qu'on peut observer fréquemment dans la nature même.

Historique. — Radl, dans son récent et important livre sur le phototropisme des animaux (**03**), a entrevu l'importance de ces mouvements de manège. Il rend compte de toutes les observations antérieures aux siennes, dont les premières paraissent être celles de Loeb (1890) sur une mouche domestique, dont un œil avait été excisé, et celles de Bethe (1897) sur un *Carcinus*, dont un œil avait été noirci. Le travail de Holmes (1901) sur un amphipode d'eau douce, et surtout celui de Axenfeld (1899) sont d'un haut intérêt.

Axenfeld a étudié un très grand nombre d'insectes, en noircissant un œil ou mieux les moitiés homologues des deux yeux ; dans ces conditions il a déterminé toujours un mouvement de manège, tantôt dans un sens parfaitement déterminé, tantôt dans des sens variables.

1er fait. — *Chez beaucoup d'insectes*, tels que le staphilin, le charançon, la lucane, l'hydrophile, la cigale, la libellule, l'abeille, la guèpe, la fourmi, la piéride, la mouche, *le mouvement de manège se fait toujours vers le côté opposé à celui de l'œil noirci (sens positif)*.

2e fait. — *Chez les animaux photofuges* (cloportes, iule, araignée, coccinelle, grillon, courtilière, blatte, lépidoptères nocturnes pendant la journée) *le mouvement de manège se fait alternativement dans les deux sens, vers le côté de l'œil noirci* (*sens négatif*) *lorsque l'animal est en pleine lumière, vers le côté opposé* (*sens positif*) *le soir*.

On a donné des explications psychologiques de ces faits. La mouche voit un obstacle opaque du côté de l'œil noirci, et, voulant l'éviter, elle s'en écarte. Les insectes photofuges, vers le soir, exerçant alors davantage leur attention, peuvent se diriger vers les objets

qu'ils fixent du regard et éviter ainsi le mouvement de manège. Si l'enduit reste sur l'œil pendant des jours entiers, l'animal finit par se rendre compte des conditions nouvelles créées par le noircissement de l'œil : il tourne avec moins d'intensité, et le cercle devient plus grand.

Axenfeld, en faisant ces deux dernières remarques, montre qu'il voit dans le mouvement de manège un phénomène psychique.

Rädl, à la suite de Axenfeld, met en rapport ce phénomène avec les effets héliotropiques, mais il relève son caractère obligé, forcé, et cherche une explication biologique : il constate que *les muscles du côté de l'œil noirci ont perdu de leur tonicité* (3e FAIT).

Nuel s'élève naturellement contre les explications psychologiques, si enfantines, et il donne, d'après Rädl, l'explication suivante: « Chez les arthropodes, les organes photo-récepteurs d'un côté exerceraient sur les muscles du même côté une action tonique, contre-balancée par l'action analogue de l'autre côté. L'une d'elles étant supprimée, l'autre devient prédominante. De même chez les vertébrés et chez l'homme, le cervelet et les stato-réceptions exercent sur les muscles (du côté opposé) une action tonique, dont la suppression unilatérale rompt l'équilibre et produit des maintiens et des mouvements forcés, de manège, etc. »

Ainsi Axenfeld a constaté une corrélation entre le signe du phototropisme et le sens des mouvements de manège ; Rädl et Nuel ont donné une explication de ces mouvements calquée sur l'explication classique des tropismes. Aucun de ces savants n'a pensé que les mouvements de manège pourraient peut-être servir à expliquer précisément les tropismes et par suite à démolir la théorie classique de Loeb. C'est à quoi j'ai pensé, c'est ce que j'ai essayé de faire.

J'ai tout d'abord étudié, chez les annélides, les gastéropodes, les crustacés et les poissons, les mouvements rotatoires.

Mouvements de manège chez les Hediste diversicolor. — J'ai obtenu des mouvements de manège chez ces annélides après avoir approché la pointe d'une aiguille chauffée au rouge de l'un des yeux situés d'un côté de la tête de l'animal ; l'opération est délicate et présente des insuccès. Il suffit de la légère altération

d'un œil pour que les trajectoires prennent des formes tout à fait spéciales (fig. 44), circonférences plus ou moins déformées, parcourues dans un sens ou dans l'autre.

4e FAIT (Bohn). — *Chez les* Hediste *borgnes, le rayon de courbure de la trajectoire varie en sens inverse de la différence d'éclairement entre les deux yeux.*

1re conséquence : En pleine lumière (plage insolée), les cercles décrits sont plus petits que dans une demi-obscurité.

2e *conséquence : Quand le corps du ver est disposé perpendiculairement à la direction du champ lumineux, le rayon de courbure atteint son maximum ou son minimum*, son maximum si l'œil restant est tourné du côté le plus éclairé, son minimum si cet œil est tourné du côté opposé. D'où l'explication de la forme de la trajectoire, qui est une courbe dont le rayon de courbure subit des variations progressives, entre un maximum et un minimum.

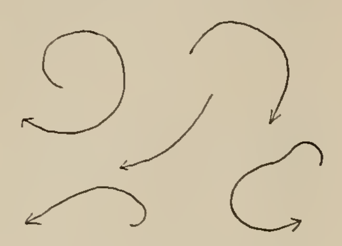


FIG. 44.

*L'*Hediste *borgne présente donc un double mouvement de translation et de rotation, la translation se faisant suivant une direction perpendiculaire à la direction du champ lumineux.* — Ceci serait peut-être intéressant à rapprocher du phénomène observé par Binet sur des blattes (voir p. 70), phénomène dans lequel Binet considère le mouvement de translation comme un mouvement volontaire.

5e FAIT (Bohn). — *Chez les* Hediste *borgnes, le sens du déplacement dans le mouvement de manège subit des variations périodiques synchrones des oscillations lumineuses, et par suite des mouvements de la marée, et qui persistent un certain temps en aquarium.*

J'appelerai *sens négatif* le sens dans lequel l'animal se déplace du côté opposé à l'œil lésé, *sens positif* le sens dans lequel l'animal se déplace du côté de l'œil lésé.

Chez les *Hediste* de la Slaack, après une période de grande marée,

— six heures durant, pendant que la mer montait (période de dessiccation), tandis que la position du champ lumineux subissait une oscillation négative (s'inclinait vers l'écran noir), le mouvement de manège avait lieu dans le sens négatif, — six heures durant, pendant que la mer descendait (période d'hydratation), tandis que la position du champ lumineux subissait une oscillation positive (s'inclinait vers l'écran blanc), le mouvement de manège avait lieu dans le sens positif. A certains moments, les mouvements de manège ne se produisaient plus ou se produisaient d'une façon inconstante.

Chez les *Hediste* des habitats constamment hydratés, on n'observe pas le changement de sens du mouvement de manège.

Tout ceci s'expliquerait aisément si on admettait que la lumière reçue par l'œil a une action sur les muscles du corps situés du même côté : action excitatrice ou inhibitrice suivant l'état d'hydratation des tissus, action excitatrice pendant que la mer monte, c'est-à-dire pendant que l'annélide supra-littorale subit une dessiccation progressive, action-inhibitrice pendant que la mer descend, c'est-à-dire pendant que l'annélide est encore sous l'influence de l'hydratation produite par le retour de la mer.

Ces observations peuvent être rapprochées des observations de Axenfeld sur les insectes ; chez certains, les mouvements de manège ont toujours lieu dans le même sens, chez d'autres ces mouvements ont lieu alternativement dans les deux sens. L'explication donnée pour les *Hediste* ne pourrait-elle pas convenir aux insectes? Cette explication purement biologique ne serait-elle pas plus vraisemblable que l'explication psychologique de Axenfeld, à savoir qu'à certains moments les insectes prêtent davantage attention aux objets qui les entourent et évitent ainsi les mouvements de manège? On cherchera la réponse dans le chapitre des *controverses*.

6[e] FAIT (Bohn). — *Chez les* Hediste *borgnes, le sens du déplacement dans le mouvement de manège peut changer dans certains cas à la suite d'une diminution brusque d'éclairement.*

Ceci n'est pas fait pour nous étonner, les variations de sens correspondent aux oscillations lumineuses; or, on peut provoquer ces oscillations en projetant une ombre sur l'animal.

Mouvements de manège chez les Littorina rudis. — Les *Littorina rudis* se comportent identiquement comme les *Hediste.*

Les 4e, 5e et 6e faits leur sont applicables.

7e FAIT (Bohn). — *Chez une* Littorina rudis, *le sens du déplacement dans le mouvement de manège change quand l'animal se met à ramper à la face inférieure du support* (position renversée).

On sait que, dans ces conditions, le signe des attractions lumineuses change.

Mouvements de manège chez les escargots. — Les escargots auxquels on a sectionné un pédoncule oculaire se comportent de la même façon que les littorines borgnes (4e, 6e et 7e faits). Il y a des variations suivant les habitats et les heures du jour.

Mouvements de manège chez les crustacés littoraux. — J'ai étudié ces mouvements chez un isopode, le sphérome, et chez plusieurs décapodes, le *Palæmonetes varians* ou crevette des eaux saumâtres, le *Carcinus mænas* ou crabe vert, le *Platyonichus latipes* ou crabe fouisseur des plages. J'ai détruit par piqûre les yeux sessiles et j'ai sectionné les yeux pédonculés.

1° Les sphéromes ont marché ou nagé en décrivant des cercles, toujours dans le même sens, *sens positif ;* diamètres variables (4e fait).

2° Les *Palæmonetes* ont présenté des mouvements rotatoires de diverses sortes : rotation sur place en diamètre de cercle, dans un sens indifférent ; roulement autour de l'axe longitudinal pendant la translation en avant (trajectoire hélicoïdale). Le mouvement de roulement disparaît assez rapidement, il ne reste plus qu'une tendance de l'animal à s'incliner d'un côté.

8e FAIT. — *Chez les crustacés, l'ablation de l'œil peut entraîner divers mouvements rotatoires : outre les mouvements de manège, des rotations en diamètre, des roulements, ou tout au moins une inclinaison permanente du plan sagittal.*

3° Les crabes ont présenté des mouvements de manège et des rotations en diamètre de cercle.

a) Les mouvements de manège sont inconstants ; cela peut tenir

à ce que la lumière a une action excessivement variable sur les crabes et aussi à la fréquence du déplacement latéral. J'ai fait à cet égard l'observation curieuse suivante: *Après section d'un œil, le mouvement latéral est remplacé souvent par un mouvement suivant l'axe du corps, c'est-à-dire suivant une trajectoire perpendiculaire à la première* (9ᵉ FAIT).

b) Les mouvements en diamètre de cercle sont excessivement fréquents chez les crabes dans la nature.

10ᵉ FAIT. — *Il suffit qu'un crabe passe dans le voisinage d'une surface d'ombre qui obscurcit momentanément l'un des deux yeux, pour qu'il effectue un mouvement de rotation sur lui-même.*

Observation (*fig.* 45). — *Carcinus mænas*, petite taille ; 10 août. Le crabe se promène sur le pourtour d'une cuvette de verre circulaire; presque infailliblement, quand il arrive en face d'un écran situé de l'autre côté de la paroi, même à une assez grande distance (2ᵉ figure, écran non figuré à 5-16 centimètres), il effectue un mouvement de rotation subit, dans *un sens ou dans l'autre.*

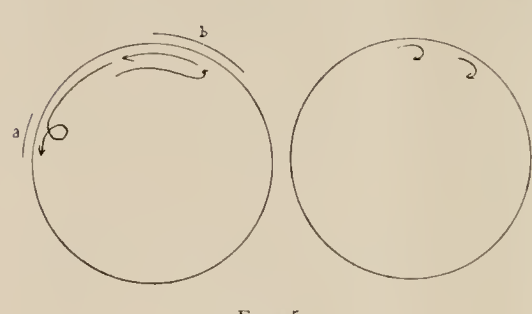


Fig. 45.

11ᵉ FAIT. — *Après un éclairement inégal des deux yeux chez le* Platyonichus latipes, *les mouvements en diamètre de cercle deviennent excessivement fréquents.*

Observation avec un *Pl. latipes* enfoui dans le sable, complètement sauf les yeux, l'un de ceux-ci étant maintenu dans l'ombre et l'autre à la lumière solaire directe.

Conclusion. — 12ᵉ FAIT. — *Chez les crustacés les mouvements rotatoires sont assez variés et se produisent avec une extrême facilité, sous la simple influence d'un éclairement inégal des deux yeux restés intacts* (éclairement passé ou éclairement actuel). Il paraît en être de même chez les insectes : si les blattes de A. France tournaient,

c'est, sans doute, *en partie* à cause de l'éclairement inégal des deux yeux.

Mouvements de manège chez les poissons. — Chez les poissons on observe des faits analogues à ceux observés chez les crustacés (roulement, inclinaison du plan sagittal, courbure du corps). Ceci est intéressant à noter, car Rädl nie que ce soit possible.

De plus, ceci semble prouver qu'il y aura lieu de tenir compte, dans les mouvements des poissons, des attractions et répulsions lumineuses (produites par les surfaces d'ombre et de lumière).

13e FAIT (Bohn). — *Chez les poissons, on peut déterminer des mouvements rotatoires, ou tout au moins des attitudes spéciales, par lésion d'un œil.*

§ 3. — PARALLÉLISME ENTRE LES ATTRACTIONS ET RÉPULSIONS LUMINEUSES ET LES MOUVEMENTS DE MANÈGE.

Il y a un parallélisme complet, parfait, entre les variations des attractions et des répulsions lumineuses et les variations des mouvements de manège (qu'il s'agisse de variations de signe ou de variations d'intensité) ; les unes et les autres de ces variations sont fonction de l'*habitat*, de l'*heure du jour ou de la marée*, de l'*éclairement actuel*.

Ce parallélisme avait été entrevu par Axenfeld, puis par Rädl.

J'ai montré qu'il se poursuivait dans toutes les circonstances de la vie des animaux littoraux.

De plus, j'ai eu l'idée d'expliquer les attractions lumineuses par les mouvements de manège, ce qui n'avait pas été fait, puisque ces attractions n'étaient pas connues sous leur forme élémentaire. Je ne crois pas, d'ailleurs, qu'il soit venu à l'idée de Rädl, à celle de Nuel d'expliquer les phototaxies par les mouvements de manège.

L'explication est très simple. Elle est donnée par une observation antérieure (fig. 41, B). « Ayant placé une *Hediste* aux yeux intacts dans une cuve orientée suivant la direction du champ lumineux, entre

deux parois parallèles, l'une noire, l'autre blanche, invariablement l'annélide se dirigeait : lorsque la mer montait, vers la paroi noire ; lorsqu'elle descendait, vers la paroi blanche ; l'œil droit, qui était tourné vers la paroi noire, recevait moins de lumière que l'œil gauche ; la différence d'éclairement entre les deux yeux étant faible, la trajectoire suivie par l'animal appartient à un cercle de grand rayon. » *Ici, on est encore dans le domaine des faits positifs.*

14e FAIT. — *Lorsqu'une littorine est* EN MARCHE *et que, pour une cause ou pour une autre, l'éclairement des deux yeux devient inégal, l'animal effectue un mouvement de manège, décrit un arc appartenant en général à un cercle de grand rayon, jusqu'à ce que l'éclairement des deux yeux redevienne égal.* En réalité, il n'y a jamais symétrie parfaite entre les deux côtés du corps, et il faut dire : *jusqu'à ce que les éclairements des deux yeux, e et é, soient dans un certain rapport, k :*

$$\frac{e}{e'} = k \qquad , k \text{ est voisin de } 1.$$

Ce mouvement a un caractère d'obligation : la volonté de l'animal, si elle existe, semble être hors de cause (voir le chapitre des *controverses*).

Mais l'animal peut s'orienter non seulement quand il est en marche, mais encore quand il part du repos, en effectuant une *rotation en diamètre de cercle.* Je discuterai plus loin ce phénomène, dans lequel beaucoup d'auteurs voudront voir l'intervention d'une volonté !

CHAPITRE II

TROPISMES ET TACTISMES

J'ai déjà indiqué plus haut (p. 62), à propos des *Hediste*, le sens qu'on attribue habituellement aux mots : *tropismes*, *tactismes*. On a d'ailleurs discuté à cet égard, peut-être parce que ces mots étaient mauvais. Je commencerai par donner un aperçu, historique et critique, sur les principales théories relatives aux tropismes; après, on jugera de la valeur des mots.

§ 1. — Aperçu sur les théories relatives aux tropismes.

Il est difficile de classer des théories que l'on a souvent peine à comprendre. Toutefois, je distinguerai ici, pour la commodité de l'exposition : les théories psychologiques, les théories biologiques, les théories mécaniques; cet ordre est l'ordre historique lui-même.

Théories psychologiques. — Je renverrai au livre de Nuel (**04**) pour l'exposé des explications psychologiques qui ont été données des tropismes. Je citerai seulement quelques passages de cet auteur. « Romanes, un auteur psychologant, dit-il, est d'avis que les insectes, les poissons et les oiseaux, attirés par la lumière, agissent par « curiosité », par « désir » d'explorer un objet nouveau! Après avoir rappelé, suivant Ch. Darwin, qu'à l'éclairage lunaire les mites volent moins souvent dans la flamme d'une bougie, mais le font de nouveau dès que le nuage passe sur la lune, Romanes explique que la lune

est pour la mite un objet *connu*, qu'elle *accepte* comme tel, que pour cela elle n'a pas le *désir* d'aller la « reconnaître ». Toute la psychologie humaine y passe ! Romanes expliquerait probablement l'héliotropisme négatif par la *peur d'un objet inconnu.* »

Et Nuel de citer la déclaration de Loeb que j'ai inscrite en tête de ce mémoire : « Galilée et ses successeurs en finirent avec la psychologie de la nature morte. Il est à espérer que dorénavant les substances protoplasmiques ne se dirigeront plus par *curiosité* vers la source lumineuse. »

Nuel constate la « tendance psychologante » chez P. Bert, Pouchet, Lubbock, et surtout chez Graber. D'après P. Bert, les daphnies se comportent dans le spectre à peu près comme un homme qui voudrait y lire et, à cet effet, se placerait dans la partie jaune la plus lumineuse. Pour Graber, l'existence de « sensations lumineuses », de « préférences », de « dégoût », de « répulsion » pour certaines couleurs chez les animaux inférieurs ne fait pas le moindre doute. Certains animaux aiment la lumière et désertent l'obscurité (*leucophiles*) ; d'autres aiment l'obscurité et détestent la lumière (*leucophobes*). Ce sont ces *préférences* et ces *sentiments de dégoût, de répulsion* qui, d'après lui, font mouvoir les animaux. Aussi grande est sa perplexité lorsqu'il constate que les animaux leucophiles sont en même temps cyanophiles (aimant le bleu), et que les leucophobes sont érythrophiles (aimant le rouge).

Nuel ajoute, — et je lui laisse d'ailleurs l'entière responsabilité de ses paroles — : « Les idées de Graber sont plus ou moins acceptées par les auteurs ; elles constituent un exemple typique des ravages scientifiques occasionnés pour la tendance psychologante en biologie. Nous allons voir que le procédé « majoritaire » ou « plébiscitaire », imaginé par P. Bert et appliqué sur une large échelle par Graber, ne saurait, en général, avoir qu'une portée très restreinte en analyse biologique. »

Théories biologiques. — On pourrait presque écrire ces mots *au singulier*, car il n'y a guère qu'une théorie biologique « en cours », la théorie de Loeb. Cette théorie est considérée par beaucoup comme un *dogme* : c'est « la théorie classique », « la théorie orthodoxe ».

Ici encore je ferai parler Nuel, qui est un des croyants :

« Loeb, dit-il, en étudiant le déterminisme physique des photo-réactions chez les animaux, trouva que dans des classes entières les photo-réactions suivent des lois identiques à celles qui régissent l'héliotropisme végétal. Aussi propose-t-il de leur appliquer le nom d' « héliotropisme » animal, pour bien marquer qu'à les considérer sans idée préconçue, *pas plus que les faits d'héliotropisme végétal, ces photo-réactions animales ne prouvent ni ne supposent même l'intervention d'un élément psychique (sensations, jugements, préférences).* » Je me propose de discuter ce passage dans le dernier chapitre, celui des *controverses.*

Pour Loeb, les animaux doués d'héliotropisme positif se dirigent vers la source lumineuse, ceux à héliotropisme négatif se dirigent loin de la source lumineuse, et cela *mathématiquement, suivant la direction du rayon lumineux.* Loeb a placé, ou des chenilles de *Porthesia Chrysorrhœa*, ou des larves de mouche (asticots), dans un tube de verre diversement orienté : les chenilles se sont mues mathématiquement en sens opposé à la propagation de la lumière, les asticots se sont mus dans le sens même de cette propagation. Dans cette « marche à l'étoile », la chenille n'a nullement été arrêtée par un segment de l'éprouvette placé dans l'ombre ou éclairé par la lumière rouge, l'asticot a traversé un segment de l'éprouvette plus éclairé. La chenille, dite « leucophile » par Graber, ne craint donc pas l'obscurité ; l'asticot « leucophobe » ne craint donc pas la lumière. Je discuterai dans la suite l'expérience du tube de Loeb (tube à segments obscurs et éclairés dirigé suivant la direction du champ lumineux), et je montrerai qu'elle ne peut être répétée dans tous les cas.

Voici maintenant comment Loeb explique l'héliotropisme animal. Si l'animal est disposé perpendiculairement ou obliquement à la direction des rayons lumineux, le côté du corps sur lequel frappent les rayons lumineux et le côté opposé sont excités différemment : de part et d'autre du plan sagittal les muscles sont dans un état de tension différent, et les contractions musculaires se font avec une intensité différente : aussi le corps est entraîné, tantôt dans un sens tantôt, dans l'autre, suivant que la lumière a une action excitante ou une

action inhibitrice. Une fois que le corps a pris la direction des rayons lumineux, l'excitation périphérique et le fonctionnement musculaire sont symétriques, et le corps se maintient dans cette direction. Loeb suppose que la lumière agit sur les animaux par l'intermédiaire des substances chimiques impressionnables contenues dans les téguments ; il assimile l'animal à la tige d'une plante qui ne possède pas de système nerveux et d'organes des sens. Ceci est discutable, très discutable ; mais je ne m'arrêterai pas pour le moment à une discussion qui pourrait être stérile.

Je ferai observer seulement qu'il y a une *objection fondamentale* à la manière de voir de Loeb : les « rayons lumineux » qui frappent un être vivant ont, sauf dans des cas tout à fait exceptionnels, des directions variées, ces rayons étant réfléchis, diffusés, réfractés par les corps voisins. D'ailleurs, comme je l'ai déjà indiqué, les « rayons lumineux » eux-mêmes n'ont aucune existence réelle.

Théories mécaniques. — De même que les physiciens substituent dans l'étude de l'optique les ondes lumineuses aux rayons lumineux, de même Rädl, pour expliquer le phototropisme, a fait intervenir une « pression lumineuse », très faible, qui aurait été mesurée par certains physiciens (pression Maxwell-Bartholdi) : une pression inégale sur les deux côtés du corps déterminerait l'orientation de l'animal suivant la normale aux ondes lumineuses. Cette théorie toute récente (1903) ne paraît pas avoir eu un grand succès.

§ 2. — Critiques de la théorie « orthodoxe » des tropismes.

Erreurs et errements. — Loeb a eu le grand mérite de se refuser à expliquer les tropismes des animaux inférieurs en faisant intervenir les éléments de la conscience supérieure ; mais de même qu'il est dangereux d'expliquer les manifestations d'un être d'organisation simple, comme un annélide, comme un infusoire, par les manifestations d'un animal d'organisation infiniment plus compliquée, comme l'homme ; de même il est exagéré d'expliquer les tropismes

de la même façon chez des êtres d'organisation aussi différente qu'un annélide, qu'un infusoire, qu'une plante.

La matière vivante a certainement les mêmes propriétés essentielles chez tous les êtres organisés, mais beaucoup de manifestations de ces êtres, comme les tropismes, dépendent, non seulement des propriétés générales du protoplasma, mais encore des connexions entre les organes. Tandis que la plante peut être considérée comme une masse de matière vivante plus ou moins cloisonnée, l'animal peut être considéré comme une sorte de machine (sens large) composée d'organes *vivants* et de systèmes d'organes. Pour expliquer les mouvements d'un ver ou d'un mollusque, est-il scientifique de faire abstraction, en quelque sorte, de la disposition des muscles, de l'intervention du système ganglionnaire et des organes des sens? Et on peut s'étonner qu'on soit obligé de déclarer que tout travail de physiologie devrait s'appuyer sur une connaissance approfondie des données morphologiques.

Le biologiste doit se pénétrer de cette opinion, réellement « scientifique », que, pour expliquer un phénomène présenté par un être vivant, il faut tenir compte d'une foule d'éléments : aussi bien des causes chimiques, physiques, mécaniques résidant dans le milieu intérieur que des causes semblables résidant dans le milieu extérieur, aussi bien des influences passées que des influences actuelles, aussi bien des connexions entre les organes que de l'état de la matière vivante. *Toute explication trop exclusive ou trop générale n'est pas scientifique.* Loeb, en assimilant un annélide à la branche d'un arbre, R. Dubois, en assimilant le siphon d'un mollusque à un insecte ou à un homme, commettent une erreur.

Toutefois, j'aurais mauvaise grâce à reprocher à Loeb une *théorie* qui a révolutionné les études biologiques et leur a fait faire un pas considérable, une théorie qui est devenue « orthodoxe », non pas par la faute de Loeb, mais par celle des esprits « religieux » qui l'ont adoptée comme un dogme!

Je dirai également, à la décharge de Dubois, qu'il paraît s'être rendu compte, dans ces derniers temps, de son erreur : Dans une note récente à la Société de biologie (18 février 1904), Dubois décou-

vre, à la suite de nombreux auteurs, qu'il n'y a pas « un phototropisme », mais « des phototropismes » (p. 299). Il vaut mieux arriver à la vérité tard que jamais !

Les terminologies différentes et plus ou moins compliquées, adoptées par les divers auteurs pour décrire les effets toniques et tropiques de la lumière, sont la preuve même de la non-identité de tous les phénomènes groupés primitivement sous la dénomination de « *phototropisme* ».

Davenport (**97**) distingue : la *photopathie*, force par laquelle l'animal fuit les endroits plus ou moins éclairés, ou réagit d'une façon quelconque à la lumière trop forte ou trop faible ; la *phototaxie*, force par laquelle il est attiré dans le sens des « rayons lumineux » ou en sens contraire; enfin le *phototropisme*, par lequel l'être vivant, animal ou plante, croît vers la source lumineuse ou en sens contraire. Ferronière (**01**) n'admet pas cette dernière distinction, qu'il signale ; je crois, au contraire, qu'elle est importante à établir.

Loeb, lui-même, a introduit la notion de *sensibilité différentielle* : un animal exposé à la lumière s'agite jusqu'à ce qu'il ait trouvé l'ombre. Mais, dans la « sensibilité différentielle » de Loeb, il a semblé bientôt nécessaire d'établir des distinctions. Pour se rendre compte des errements des auteurs, il suffit de lire une courte note de Nagel (**01**) sur la *phototaxie*, la *photokinésie* et la *sensibilité différentielle*. Après avoir parlé des « mouvements photométriques » de Oltmans et des mouvements perpendiculaires à l'incidence des rayons lumineux constatés par P. Bert sur les daphnies, discutés par Yerkes et par Towle, il conclut que *la lumière agit par son intensité aussi bien que par sa direction*. Après cette déclaration très vague, il montre que la sensibilité différentielle est distincte des tactismes et des tropismes qui impliquent une action directrice, il rejette la nomenclature de Rothert et distingue de la sensibilité différentielle proprement dite la *photokinésie*, mode d'irritabilité qui porte un animal à chercher la lumière s'il est dans les ténèbres et les ténèbres s'il est dans la lumière.

Voilà beaucoup de mots, et, à mon avis, il serait préférable de chercher à étudier les mécanismes des phénomènes que de chercher à étiqueter des phénomènes incomplètement observés.

Pour bien observer ces phénomènes, il est nécessaire de faire des observations sur les individus *isolément* et non sur des groupes d'individus, qui ne permettent que l'observation d'un état final et d'un état initial. C'est ce qu'a fait Jennings, c'est ce que j'ai cherché à faire.

Critique de la théorie par Jennings (**obs. sur les protozoaires**). — 1° Jennings a montré que, *chez les protozoaires, les tropismes sont souvent des illusions.* Un point A semble attirer les infusoires qui sont dans son voisinage ; en réalité, ceux-ci nagent dans des directions variables, quelconques par rapport au point A ; c'est par hasard qu'ils rencontrent la zone qui entoure le point A, c'est par hasard qu'ils y pénètrent; mais, une fois qu'ils y ont pénétré, ils ne peuvent plus en sortir, car à la limite de cette zone se produit une répulsion. La zone autour du point A constitue donc une *sorte de piège.*

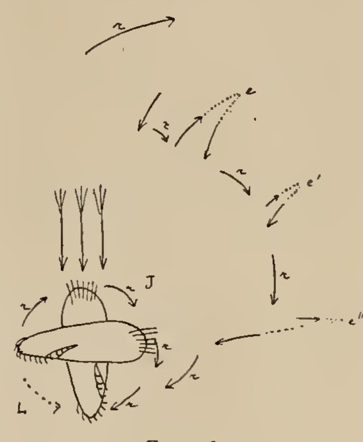


Fig. 46.

La direction de la répulsion elle-même est *imposée par la structure de l'animal* et ne dépend pas de la direction du stimulus par rapport à l'axe du corps : l'animal recule même si l'excitant est en arrière. Jennings en conclut que *le protiste est une vraie machine, pas plus élevé au point de vue psychique qu'un muscle coupé qu'on excite électriquement.*

2° Jennings (**04**) a fait connaître le mécanisme par lequel peut se faire l'orientation chez les infusoires ciliés et flagellés.

Par exemple, un hypotriche est disposé perpendiculairement à la direction suivant laquelle s'exerce le stimulus (fig. 46) ; au lieu de subir, comme le voudrait la théorie de Loeb, la rotation représentée par la flèche pointillée (L), il arrive à s'orienter par une série de rotations, *r*, d'amplitudes plus ou moins considérables, mais *se faisant toujours dans le même sens, imposées par la structure du corps* (disposition constante des cils), séparées par des mouvements d'avan-

cée et de recul, que Jennings considère comme une série d'essais infructueux dans diverses directions (*méthode de l'essai et de l'erreur*).

Chez l'euglène, la trajectoire est une ligne spirale qui résulte de ce que l'infusoire effectue un double mouvement de translation et de rotation sur lui-même ; la *rotation se fait toujours dans le même sens*, sur une surface conique, et amène successivement le corps de l'animal en coïncidence avec les diverses génératrices du cône ; ainsi la tête de l'animal pointe successivement en un certain nombre de directions ; la direction finale, suivant laquelle l'animal s'échappe de la surface conique sur laquelle il vient de tourner, diffère de la direction initiale en ce qu'elle se rapproche davantage de la direction des rayons lumineux. On retrouve là encore la méthode de l'essai et de l'erreur.

On le voit, Jennings s'écarte de la théorie en cours. Dans celle-ci : 1° l'*orientation est primitive* et détermine les mouvements des organismes vers une région déterminée ou en sens inverse, leur accumulation en certaines régions ou leur départ de ces régions ; 2° l'action du stimulus, en s'exerçant *directement* sur les organes moteurs, produit l'orientation. Les diverses réactions étudiées par Jennings le conduisent à une théorie toute différente : l'*orientation n'est pas primitive* ; elle résulte d'une série de mouvements : mouvements de recul alternant avec des mouvements de rotation ; ces derniers ont lieu toujours dans le même sens, sont imposés par la structure du corps. La direction des rotations est déterminée, non par des facteurs externes, comme le veut la théorie classique, mais par des facteurs internes.

Critique de la théorie par Bohn (obs. sur les annélides et les gastéropodes). — Ces critiques ont été formulées déjà (**03** *e* ; **03** *g* ; **04** *j*).

Comme Jennings, je montre : 1° que le phototropisme est souvent une illusion ; 2° qu'il ne se fait pas comme le veut la théorie classique.

Faits fondamentaux. — J'ai eu constamment à l'esprit les faits suivants, dont certains sont connus et presque évidents :

1er FAIT (Rädl). — *La lumière reçue par l'œil exerce une action*

excitante ou inhibitrice suivant l'état d'hydratation des tissus (Bohn), *sur les muscles du même côté du corps.*

2e FAIT. — *Lorsqu'un animal est soumis, pendant un temps suffisamment prolongé à la lumière, et que celle-ci a au début une action excitante, au bout d'un temps* t, *variable suivant les espèces et les circonstances, à cette action succède une inhibition.* On dit que la « fatigue lumineuse » se manifeste.

3e FAIT. — *Lorsque la lumière a encore une action excitante, il suffit d'une légère diminution de l'éclairement pour produire un arrêt de l'activité locomotrice.* — Il y a une manifestation *subite* de la fatigue. Les animaux s'accumulent dans les taches d'ombre ou à leur limite si elles ont des étendues notables.

4e FAIT (Bohn). — *Lorsque la lumière a encore une action excitante, il suffit d'une légère diminution de l'éclairement d'un œil par rapport à l'autre pour déterminer une dissymétrie dans le fonctionnement musculaire des deux côtés du corps, et, par suite, un mouvement de manège* (grand rayon), qui a pour effet d'amener les deux yeux dans une position telle que leurs éclairements deviennent égaux.

Faux phototropisme. — C'est par l'*action tonique* de la lumière qu'on pourrait expliquer l'accumulation de beaucoup d'animaux, *Hediste*, annélides, *Convoluta*, dans les taches d'ombre ou de lumière (suivant les circonstances) : ces taches constituent des *sortes de pièges*, où les animaux « fatigués » séjournent un certain temps. J'ai signalé à ce sujet les erreurs de nombreux auteurs, en particulier de Gamble et Keeble, de Ferronnière...

Mécanisme du véritable phototropisme. — C'est par une *action tonique asymétrique* de la lumière que l'on pourrait expliquer les *mouvements de manège* qui orientent les animaux vis-à-vis de *certaines taches d'ombre et de lumière* (suivant les circonstances), que l'on pourrait expliquer les *attractions et répulsions lumineuses* et au moins *certains* phototropismes des mollusques (*Littorina*, *Trochus*, *Helix*) et des annélides (*Keferteinia cirrata*, *Lepiphile cultrifera*, *Nephelis*).

On le voit, ce que je fais intervenir pour l'orientation de l'animal,

ce n'est *pas la direction des rayons éclairants* ; il semble que ce soit *la situation des objets environnants*, et que, par conséquent, je sois de l'avis des « psychologues », d'après lesquels les animaux s'orienteraient par rapport à des objets *vus* à distance. Il est facile de dissiper ce malentendu apparent : ce qui interviendrait *directement* pour l'orientation de l'animal, ce serait *l'éclairement des deux yeux* ; l'animal prend en effet les positions pour lesquelles les éclairements des deux yeux sont égaux ou presque, $e = ke$ (k, voisin de 1) ; il y a deux positions diamétralement opposées, l'une stable, l'autre instable.

5e FAIT (Bohn). — *Les annélides et les mollusques ne suivent pas la direction des « rayons lumineux », ne suivent pas la ligne qui passe par le corps de l'animal et la principale source éclairante (soleil dans la nature).*

Comme je l'ai dit plus haut, ce fait avait été entrevu par certains auteurs : P. Bert avait constaté que dans des cuves les daphnies peuvent se déplacer perpendiculairement à la direction des rayons lumineux ; Yerkes, Towle ont discuté le fait, et l'un d'eux s'est demandé si les faces plus ou moins éclairées de la cuve n'auraient pas une influence directe sur les mouvements de ces crustacés.

C'est là un premier soupçon des attractions et répulsions lumineuses exercées sur beaucoup d'êtres par des surfaces d'ombre et de lumière, et que j'ai étudiées avec assez de détails dans ce mémoire.

6e FAIT (Bohn). — *Si dans un plan horizontal, par exemple, on réunit entre eux tous les points qui présentent le même éclairement, on obtient une ligne équipotentielle du* champ lumineux. *Le champ lumineux (fig 47) est composé d'une série de courbes équipotentielles. En un point, l'annélide ou le gastéropode s'oriente suivant la normale à la ligne équipotentielle passant par ce point*, direction du champ lumineux, *et les trajectoires suivies sont les* lignes de force du champ lumineux. De cette façon, à chaque instant, l'éclairement de la région céphalique est symétrique.

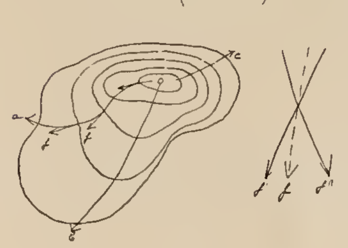


Fig. 47 et 48

D'une façon analogue, quand l'annélide ou le gastéropode est soustrait à l'action de la lumière, il s'oriente suivant les lignes de plus grande pente du support matériel, véritables lignes de force du champ d'action de la pesanteur.

Dans une région d'un champ lumineux, *Hediste* et *Littorina* « *vivent suivant une seule direction de l'espace* ». Mais cette direction n'est pas aussi invariable que si elle était la direction des rayons émanés de la source lumineuse; cette direction change suivant les divers points d'un territoire vis-à-vis des diverses surfaces d'ombre et de lumière, ce qui explique les *sinuosités des trajectoires*.

Ainsi, tandis que la théorie de Loeb est appliquée à tous les êtres vivants et suppose un champ lumineux à lignes de forces parallèles (confondues avec rayons), c'est-à-dire un champ lumineux qui est difficilement réalisable, l'explication que je donne s'applique *seulement aux animaux à deux yeux et à système ganglionnaire*, mais elle a l'avantage d'être valable pour tous les champs lumineux, même les plus irréguliers.

Je tiens compte des *surfaces d'ombre et de lumière*, qu'elles soient verticales ou horizontales (fond); je mets au premier plan les « tactismes » et non les « tropismes ». En faisant marcher des annélides et des gastéropodes dans le tube de Loeb à anneaux alternativement obscurs et éclairés, j'observe des arrêts fréquents dans les ombres. « *La marche de ces animaux n'est pas une marche à l'étoile.* »

Quant à l'orientation, elle peut résulter de deux sortes de mouvements :

1° *Mouvements de manège déterminés par un inégal éclairement des deux yeux, survenant lorsque l'animal est en marche* (étudiés longuement dans ce mémoire) ;

2° *Rotations en diamètre de cercle effectuées par l'animal qui se met en marche*, qui se font indépendamment du sens du champ lumineux et qui résultent de rotations partielles successives, d'essais successifs, comme chez les infusoires de Jennings.

Ainsi on voit la *multiplicité des modes d'orientation chez les divers animaux* et *chez un même animal suivant les divers systèmes de muscles en action.*

CHAPITRE III

L'ANHYDROBIOSE

Ainsi, dans la question des tropismes, il y a lieu de tenir compte des connexions entre les organes, connexions souvent difficiles à établir et impossibles à déterminer sans le concours des données morphologiques ; mais il y a lieu de tenir compte aussi de l'état chimique de la matière vivante, des propriétés presque immuables de celle-ci dans la série des formes végétales ou animales ; en particulier il y a lieu de tenir compte de l'état d'hydratation des tissus et de ses variations oscillatoires.

L'anhydrobiose chez les mollusques terrestres. — On doit à Giard des considérations excessivement importantes sur l'*anhydrobiose*, publiées dans une série de notes et résumées récemment dans un article anonyme de la *Revue des idées* (**04**) intitulé : « De la déshydratation dans certains phénomènes biologiques », et que je persiste à trouver très juste malgré les réclamations réitérées de Dubois.

Dès 1894, Giard s'exprimait ainsi : « La déshydratation progressive diminue tous les phénomènes vitaux ; elle peut aboutir à un état d'*anhydrobiose* ou vie latente par dessèchement, dont le sommeil estival de nombreux animaux n'est qu'une variété remarquable. L'hydratation, jointe souvent à d'autres conditions ambiantes, fait cesser cet état de torpeur, qui, dans certains cas (sauf quand la déshydratation a été brusque), peut être suivie d'une période réactionnelle, pendant laquelle on observe l'augmentation des échanges. »

Et Giard prend précisément comme exemple les mollusques

terrestres. « Beaucoup d'entre eux (*Helix*, *Bulimus*, *Achatinella*, etc.) peuvent être par déshydratation progressive amenés à un état d'anhydrobiose, qu'on a vu se prolonger jusqu'à 5 ou 7 ans. Même des espèces vivant dans des endroits très humides, telles que *Succinea putris* L., ont pu être desséchées pendant 5 mois. Il y a plus : des mollusques absolument aquatiques (*Ampullaria globosa* Swains, *Vivipara bengalensis* Lk, etc.) ont pu être envoyés à sec de Cochinchine et de Siam en France, et reprendre leur vitalité dès qu'on les plaçait dans l'eau. Des ampullaires ont même pu être gardées pendant plus de 6 mois à l'état d'anhydrobiose. »

« Peut-être n'a-t-on pas assez tenu compte du rôle que joue la déshydratation dans le sommeil hivernal de beaucoup d'animaux de notre région. Pour certains mollusques (*H. aspersa*, *H. pomatia*) cette influence est manifeste. Il n'est pas rare de voir ces animaux se réveiller et ramper sur la neige non fondue lorsqu'une forte pluie d'hiver leur fournit l'eau dont ils manquent. »

A ces exemples, il faudrait ajouter précisément celui des littorines supra-littorales.

L'anhydrobiose et le changement de signe des tropismes chez les insectes. — D'autre part, Giard a signalé que le signe des tropismes peut être sous la dépendance de l'anhydrobiose. Dans une note des plus intéressantes sur l'éthologie des larves de *Sciara medullaris* (**02**), il signale la curieuse propriété qu'ont les larves de certains insectes, tout particulièrement celles de *Sciara*, de pouvoir subir une dessiccation très intense et demeurer pendant plusieurs semaines dans cet état de vie ralentie qui caractérise l'anhydrobiose. Il ajoute : « Cette faculté d'anhydrobiose est liée à un hydrotropisme positif assez prononcé et qu'on met facilement en évidence par une expérience très simple. Après avoir desséché incomplètement une tige de séneçon renfermant des larves de *Sciara medullaris*, il suffit de plonger la tige par une extrémité dans l'eau ou de l'humecter en un point déterminé pour voir toutes les larves se diriger vers le point humide, d'autant plus rapidement que le chemin offre moins d'obstacles et que la moelle présente plus de cavités libres. *A l'approche de la nymphose, l'hydrotropisme positif*

se change en hydrotropisme négatif. On comprend combien l'anhydrobiose des larves de *Sciara* donne de facilités pour l'étude des transformations de ces diptères, qu'on peut ainsi avancer ou retarder à volonté. »

Pour Giard, les migrations des larves d'insectes n'ont rien de mystérieux : elles sont la conséquence pure et simple du changement de sens de l'hydrotropisme des larves au moment de la nymphose; *les observations de ce genre peuvent être dégagées de toute conception anthropomorphique ou finaliste.*

Changements de signes des tropismes chez les animaux aquatiques. — Des changements de signe des tropismes ont déjà été signalés, non seulement chez des protozoaires, mais encore chez des métazoaires, non seulement chez des animaux terrestres, mais encore chez des animaux aquatiques. En 1890, Groom et Loeb ont reconnu que les larves de *Balanus* ont, tantôt un phototropisme positif, tantôt un phototropisme négatif. Towle (1900) et Yerkes ont fait une constatation analogue chez les entomostracés. On a vu plus haut que Mitsukuri a signalé que la phototaxie des littorines, de négative qu'elle est habituellement, devient positive après le retour de la mer ou l'action d'un jet d'eau ; cela a été le point de départ des nombreuses recherches consignées dans ce mémoire.

Je suis arrivé, je crois, à des constatations assez importantes :

1° J'ai reconnu que les changements de signe du phototropisme sont corrélatives d'oscillations lumineuses, les unes provoquées par un changement dans les conditions du milieu extérieur, les autres synchrones des mouvements de la marée et persistant en aquarium ;

2° J'ai montré que les changements de signe du phototropisme se rattachent, souvent du moins, à des variations oscillatoires de l'hydratation des tissus.

Changement de signe des tropismes en relation avec les mouvements de la marée. — J'ai décrit plus haut avec détails les oscillations lumineuses synchrones des mouvements de la marée (p. 45 à p. 53) ; j'explique les différences présentées par les littorines des divers habitats, aux diverses époques, par l'intervention des dessiccations plus ou moins prolongées qui se produisent lorsque la

mer est basse. J'ai fait de nombreuses observations et expériences.

Ces expériences ont porté sur les littorines et aussi sur les *Hedište*, qui peuvent subir, non seulement le dessèchement physique, mais encore la dessiccation chimique par variation de salure de l'eau, et sur les talitres.

Changement de signe des tropismes en relation avec les variations de l'hydratation des tissus. — Dans tous ces cas, en effet, intervient, ou le dessèchement physique, ou la dessiccation chimique. J'ai établi le fait suivant :

Fait. — *Toute dessiccation prolongée augmente l'attraction par les ombres, détermine une phototaxie négative prononcée ; toute hydratation diminue cette attraction, qui peut être remplacée par une attraction par les surfaces éclairées :* le signe de la *phototaxie peut changer.*

Explication possible de ce fait. — *Après dessiccation, la lumière a une action excitante prononcée ; après hydratation, l'excitation diminue et peut être remplacée par une inhibition.* — Après dessiccation, du côté de l'œil le moins éclairé, les muscles sont moins actifs, et le corps de l'animal se trouve entraîné du côté de cet œil et par suite de l'ombre qui l'a obscurci ; après hydratation, le phénomène est moins prononcé et finit même parfois par se faire du côté opposé.

Conséquence. — *Sur le littoral, chaque animal est soumis à des alternatives régulières de dessiccations et d'hydratations, et par suite l'intensité des attractions lumineuses, du phototropisme, subit des variations oscillatoires qui peuvent aller d'une valeur négative à une valeur positive.*

Ces variations oscillatoires peuvent persister en aquarium, ce qui indique que l'état chimique de la matière continue à subir des oscillations. — Outre ces oscillations acquises, on peut en provoquer d'autres ; mais il peut y avoir un conflit entre ces deux sortes d'oscillations.

Chez les talitres, crustacés des plages sableuses, j'ai observé ce conflit. Sur du sable à peine humide, les talitres vont alternativement de la lumière à l'obscurité et vice versa ; pendant la morte eau (période de dessiccation de la nature), la proportion des individus dirigés

vers l'ombre est très considérable ; mais si on ajoute de l'eau, tous les talitres se portent en masse vers la lumière pour revenir bientôt vers l'ombre (oscillation provoquée, mais s'amortissant tout de suite). Mais le jour où la mer atteint sur la plage le niveau où ils ont été recueillis, ils se portent de nouveau en masse vers la lumière, et pendant quelques jours la proportion des individus situés vers la lumière est considérable (oscillation spontanée).

Je publiais ces résultats le 22 octobre 1904 et le 2 novembre. Or, précisément le 2 novembre, en Amérique, Loeb (**04**) publiait une communication préliminaire sur la possibilité de changer le sens du phototropisme, non seulement, comme on le savait déjà, en faisant varier la salinité de l'eau, mais encore en employant divers agents chimiques capables de déterminer la parthénogenèse expérimentale : CO^2, éther acétique, alcool ; or, ces substances sont, en réalité, des agents de déshydratation.

Phototropisme et parthénogenèse. — De l'article de la *Revue des idées*, qui a eu une influence si grande sur mes travaux, qui a jeté une vive lumière sur les phénomènes mystérieux que j'observais, ressort nettement que les phénomènes où intervient le ralentissement de l'activité vitale sous l'influence d'une déshydratation progressive ou l'excitation consécutive au retour de l'eau sont multiples. Ces phénomènes sont énumérés : 1° vie latente des rotifères, sommeil estival et hibernal des mollusques, anesthésie ; 2° parthénogenèse artificielle, proliférations expérimentales du péricycle, forçage des fleurs ; 3° modifications dues au gel, aux sérums. On peut ajouter maintenant à cette liste : variations du phototropisme.

Ainsi les variations de la teneur en eau du protoplasma retentiraient *à la fois sur les mouvements mitotiques et sur les mouvements musculaires ;* les littorines supra-littorales, à phototaxie négative si prononcée, sont vivipares ; elles subissent des périodes d'anhydrobiose fréquentes et prolongées.

TROISIÈME PARTIE

CONTROVERSES

J'ai fait connaître ci-dessus beaucoup de faits nouveaux : *les attractions et répulsions lumineuses* (11 faits), *les oscillations lumineuses* (15 faits), *les rotations lumineuses* (12 faits), *les oscillations de l'état d'hydratation des tissus*. Presque tous ces faits, tels qu'ils ont été énoncés, offrent la même certitude que la dilatation des corps sous l'influence d'une élévation de la température; ils ont été *observés sans aucune idée préconçue* et ont été *traduits en langage objectif*.

Je les livre tels quels, et, comme ils sont complètement indépendants de ma personnalité, je puis espérer qu'ils intéresseront savants et philosophes, autant qu'ils m'ont intéressé moi-même. Avec eux, en effet, nous touchons aux questions les plus passionnantes, mais aussi les plus controversées de la vie et de la pensée ; autour d'eux, biologistes, psychologues, métaphysiciens ont commencé à discuter avec acharnement.

*
* *

J'aurais voulu dans ce mémoire, où je suis resté constamment dans le domaine positif des *faits*, où j'ai combattu sans cesse les *mots* et les *théories*, ne point aborder le domaine des *controverses*. Mais finalement il m'a semblé que le silence complet à cet égard

serait dangereux et que, faute d'avoir fait connaître mes pensées, on m'en prêterait de bizarres ou de contradictoires.

Les uns me traiteraient de « matérialiste », les autres de « spiritualiste » ; les uns et les autres auraient tort, car *je ne suis parti d'aucune idée préconçue.*

* * *

Certes, elle est bien troublante cette petite littorine qui *semble* entraînée dans sa marche, *fatalement* en quelque sorte, par des forces telles que la gravitation et l'attraction lumineuse, qui ne semble guère plus maîtresse de modifier sa marche qu'un astre qui gravite autour du soleil. Si je la place dans l'ombre, sur une surface en relief, si je trace les *lignes d'égal niveau*, elle suit invariablement les *lignes de plus grande pente* qui coupent perpendiculairement les lignes précédentes. Si je la place à la lumière, sur une surface plane, et si je réunis tous les points présentant un égal éclairement par des lignes, *lignes d'égal éclairement*, elle suit invariablement les lignes qui coupent perpendiculairement les lignes précédentes, *lignes de force lumineuse*. Si on a à la fois le relief et l'éclairement, on peut déduire le chemin que suivra la littorine par les règles de la composition des forces en mécanique. Rien ne semble livré au hasard, à la volonté, au caprice de l'animal : sous mes yeux, j'ai vu les littorines dessiner des milliers de trajectoires ; j'aurais pu les tracer à l'avance, connaissant le coefficient de chaque individu, en appliquant les règles de la mécanique. Dans un tube de verre, j'ai disposé des écrans noirs de manière à faire marcher la littorine sur une trajectoire en forme de 8 ; elle y a marché et *pendant des heures* elle ne s'est pas affranchie de cette sorte de mouvement de manège. Dans une cuvette de verre, j'ai placé des cailloux de façon à produire des déviations des trajectoires : parfois, celles-ci passaient à un millimètre d'un caillou couvert d'ulves, où la littorine aurait trouvé un abri, de la fraîcheur, de la nourriture : le mollusque a continué son chemin, comme s'il était attiré par une force fatale, ou comme s'il ne voyait pas, il ne sentait pas.

En un point donné, à un moment donné, une littorine s'oriente presque fatalement suivant une direction déterminée xy, mais cette direction xy. dans le cours d'une journée, d'un mois, sans doute d'une année, subit des oscillations autour d'une position moyenne (voir fig. 48), un peu à la façon d'une aiguille aimantée ; ces oscillations semblent suivre les règles de l'oscillation du pendule et sont en général synchrones des mouvements de la marée ; ici encore elles ne semblent pas soumises à la volonté, au caprice de l'animal : celui-ci semble incapable d'arrêter ces oscillations, qui alternativement l'approchent et l'éloignent de l'ombre, des rochers...

*
* *

Tels sont les faits ; on aurait mauvaise grâce à me les reprocher, car je n'en suis pas responsable. Je n'ai fait que les observer scrupuleusement et les exposer en langage objectif. Mais chacun les interprétera à sa manière, et on m'imputera ces interprétations.

« Pauvres littorines, diront les uns, jouets des forces immuables, sans volonté, sans but... pauvres petites machines animées... on ne leur accorde même pas le pouvoir de dévier un peu de la ligne xy, on veut à tout prix pénétrer le mystère de leurs légères oscillations... on les ramène *au rang de pures machines*, après que les psychologues, et des plus éminents, les ont douées d'une intelligence, — diminuée, il est vrai, à travers les générations. »

La remarque finale de cette déclaration sentimentale trouve son développement dans le passage suivant de Claparède (**01**) : « Il y a quelque trente ans, lorsqu'il s'agissait de vulgariser les théories darwiennes et de montrer que l'homme n'est qu'un singe perfectionné, il était *de bonne tactique*, pour ménager les susceptibilités de la foule, de doter les animaux de toutes sortes de facultés humaines, afin de les rapprocher davantage du « roi de la création » ; on élevait ainsi l'animal sans abaisser l'homme, et le fossé qui les séparait n'en était que mieux comblé. C'est là, semble-t-il, la cause de la prodigalité avec laquelle des savants comme Büchner, C. Vogt, Romanes, Darwin lui-même, et bien d'autres, ont été amenés à douer les ani-

maux les plus inférieurs des facultés les plus géniales. Aujourd'hui, où la doctrine évolutionniste est acceptée de tous et n'a plus besoin d'être achalandée par quelque artifice, il s'agit de remettre les animaux à leur place et de leur faire redescendre plusieurs degrés de cette échelle de l'intelligence qu'on leur avait fait gravir un peu trop imprudemment. Plusieurs physiologistes contemporains se sont chargés de cette remise au point, et il faut convenir qu'ils n'y vont pas de main morte ; ils sont en train, tout simplement, de réduire les animaux, les animaux inférieurs du moins, au rôle de modestes machines fonctionnant dans le silence et l'obscurité de l'inconscience : les mânes de Descartes et du Père Malebranche doivent en tressaillir de joie. »

Les partisans de l'opinion de Descartes ont tressailli de joie à l'annonce des résultats de mes observations. « Depuis les essais grossiers de Descartes, ils ne se rappellent pas avoir rencontré des *considérations* aussi décisives quant à l'absence, non seulement de l'intelligence, mais encore de tout acte volontaire chez des animaux aussi hautement différenciés que les littorines : malgré tout ce qui a été dit sur le déterminisme, la possibilité de choisir entre plusieurs actes constitue tout de même, au moins pratiquement, un acte volontaire ; or, les littorines n'ont pas de choix, suivent fatalement la voie qu'on peut déduire d'avance, et on sait maintenant définir rigoureusement la part qui revient à chacune des forces déterminantes. »

Ils ajoutent : « Si les mouvements si lents des littorines ne sont qu'une résultante des attractions et des oscillations lumineuses, pourquoi n'en serait-il pas de même pour les mouvements rapides des articulés et des vertébrés : l'animal étant plus souvent exposé à des influences diverses ne présenterait-il pas *dans la suite* des oscillations plus faciles et plus fréquentes, des mouvements plus variés, de sorte qu'il serait difficile de déterminer la part des diverses forces qui entrent en jeu. Des *souvenirs* de plus en plus nombreux et variés ne pourraient-ils pas, en définitive, expliquer les mouvements en apparence si capricieux des animaux supérieurs, et même de l'homme. »

*
* *

Mais considérer que les manifestations vitales sont, en somme, la résultante de tous les « souvenirs » de la matière vivante et des réactions actuelles vis-à-vis des forces extérieures n'est pas rejeter l'intervention des « états de conscience » dans la production des mouvements présentés par les animaux, car les états de conscience ne sont en somme que les « souvenirs » de la matière vivante qui constitue les cellules nerveuses. Les états de conscience ainsi entendus interviennent certainement dans les mouvements des animaux même les plus inférieurs. Seulement nous ne saurons jamais exactement ce que sont ces états de conscience et dans quelle mesure ils interviennent.

Si j'avais essayé d'expliquer *tous* les mouvements des littorines, j'aurais dû faire intervenir dans mon explication aussi bien les états de conscience, la volonté, que les forces extérieures, la lumière, la gravitation ; mais en faisant intervenir les états de conscience, je ne pouvais faire que des hypothèses non vérifiables par l'expérience ; aussi *je me suis abstenu de toute explication, me contentant de décrire les mouvements*. C'est ce que M. Delage n'a pas compris.

Dans ce chapitre des controverses, où je suis tenu à moins de réserves que dans le corps du mémoire, je puis dire qu'il est possible d'entrevoir l'intervention des « états de conscience » dans les manifestations des littorines.

L'inégalité d'éclairement entre les deux yeux entraîne, lorsque les tissus ont subi une dessiccation ou une hydratation extrême, des mouvements asymétriques du corps et par suite des mouvements orientés suivant des directions parfaitement définies ; mais les tissus peuvent être dans un état chimique intermédiaire tel que la lumière n'ait plus une action aussi intense, alors « *les littorines se dégagent, pour ainsi dire, de l'influence des forces extérieures* » et ne semblent plus se comporter comme de pures machines : elles gagnent les rochers, les algues, où elles peuvent trouver un abri, de la nourriture, comme si elles voyaient, comme si elles sentaient. Toutefois, beaucoup de sinuosités des trajectoires, dans ces nouvelles conditions, peuvent s'expliquer

par ce fait que l'animal, au lieu d'être soumis à l'influence *simultanée* de la lumière et de la pesanteur, n'est plus soumis qu'à celle de la pesanteur : au lieu de franchir les obstacles suivant la direction même de la « force lumineuse » étudiée plus haut, il suit les lignes de plus grande pente, aux contours variés sur un support accidenté. Mais souvent il semble quitter le chemin imposé en quelque sorte par la gravitation pour s'approcher d'une pierre, d'une algue... et on peut se demander si ce mouvement n'est pas incité par des états de conscience ?

Mais est-il bien utile de poser une question, dont la réponse ne peut offrir aucune certitude, ne peut donner lieu qu'à des discussions stériles.

Les savants s'appliquent trop souvent à la solution d'un problème que n'a pas, d'après Claparède, à se poser la physiologie, ni même la psychologie: celui de la conscience des animaux et du rôle de cette conscience sur leur activité. « En entrant dans la question de savoir si tel acte d'un animal est conscient ou non, on commet une faute de méthode », dit et essaie de démontrer Claparède dans un article intéressant intitulé : *Les animaux sont-ils conscients?*

Nuel a mille fois raison quand il dit que nous ne possédons aucun moyen de savoir ce que sont les « états de conscience » chez les animaux et quelle influence ils exercent sur les mouvements, mais il a tort quand il donne de ces mouvements des explications purement mécaniques, car alors il nie l'intervention des états de conscience, ce qu'il n'a pas le droit de faire. *Celui seul qui décrit les faits sans les expliquer reste dans le domaine rigoureusement scientifique.* Et d'ailleurs, pour le moment, l'œuvre la plus utile à faire est d'accumuler des faits nouveaux, non faussés par les interprétations : c'est ce que j'ai fait en décrivant les attractions et les oscillations lumineuses.

*
* *

Nuel a écrit, avec talent, un plaidoyer pour défendre les vues de la « nouvelle école en psychologie comparée » ; j'ai qualifié ce plaidoyer de « remarquable ». car la lecture en est impressionnante ; mais je

tiens bien à faire remarquer que je considère le livre de la vision *comme un plaidoyer*, que feront bien de lire tous ceux qui tombent journellement dans l'erreur anthropomorphique, mais *seulement comme un plaidoyer*, c'est-à-dire comme quelque chose dont il faut se méfier, et dont je me suis méfié.

Certes je mets sur le même plan : R. Dubois, qui donne des explications psychologiques des mouvements du siphon d'un mollusque, et Nuel *quand* il explique par des considérations purement mécaniques les mouvements des animaux les plus supérieurs.

Ce qu'il faut faire, c'est ne pas donner d'explication, c'est s'efforcer seulement de rechercher par l'observation et l'expérience la part d'intervention des forces externes et celle des forces internes.

Actuellement, on ne peut pas donner d'explications des mouvements des animaux : voilà mon opinion, et je m'étonne qu'on m'ait reproché d'avoir voulu donner des explications purement mécaniques des mouvements des littorines ; je m'en étonne d'autant plus que, si j'avais à choisir entre les explications mécaniques et les explications psychologiques, je choisirais plutôt les explications psychologiques.

1° Ce sont des explications psychologiques que je donnais, en décembre 1902, dans une courte étude intitulée : *Contribution à la psychologie des annélides* ; ce sont les mêmes explications que je faisais intervenir, pour les annélides et les mollusques littoraux, dans ma conférence sur *les premières lueurs de l'intelligence* ; et, en juin 1904, à la veille de partir pour le laboratoire de Wimereux, où j'ai observé les faits consignés dans ce mémoire, dans une réunion du groupe de psychologie zoologique, j'expliquai les attractions de ces animaux par les ombres en faisant intervenir les états de conscience. *Il ne serait pas exact de dire que j'ai abandonné maintenant les explications psychologiques : j'ai abandonné toutes les explications, quelles qu'elles soient.*

2° Si les attractions par les ombres paraissent devoir se rattacher aux mouvements de manège déterminés par un inégal éclairement des deux yeux, mouvements de manège que certainement même Binet, d'après ce qui a été dit plus haut (p. 70), considérerait comme des mouvements non volontaires, l'orientation des littorines vis-à-vis

des ombres peut être obtenue par d'autres mouvements : rotations en diamètre de cercle, avec oscillations, qu'il ne serait pas prudent de vouloir expliquer actuellement, et qui ont plutôt l'allure de mouvements volontaires, car ils ne paraissent pas avoir lieu suivant des règles déterminées. Ce sont des mouvements analogues qui semblent entrer en jeu lorsque la lumière cesse d'avoir une influence marquée sur les littorines. *On voit ainsi que, si j'expliquais actuellement les mouvements des littorines, je ne les expliquerais pas tous de la même façon.*

3° *J'ai toujours trouvé antiscientifique d'expliquer de la même façon les mouvements de croissance des plantes, les mouvements de translation des animaux sans système nerveux différencié, et ceux des animaux à système nerveux différencié*; je crois qu'il faudrait donner au moins autant d'explications que de types d'organisation. Il est bien évident que, pour expliquer les mouvements des animaux, il faudrait faire intervenir, non seulement les *propriétés fondamentales de la matière vivante*, communes aux végétaux et aux animaux, mais encore les *connexions entre les organes*, qui sont si variables d'un animal à l'autre. Je n'ai jamais nié que, dans l'explication des tropismes, il faille faire intervenir les propriétés fondamentales de la matière vivante, et la preuve est dans le parallélisme que j'ai établi entre les tropismes et la parthénogenèse; mais j'affirme qu'il y a lieu de tenir compte aussi des connexions entre les organes, et tout particulièrement des connexions nerveuses. J'ai reconnu un assez grand nombre de faits chez les littorines et chez les néréides; je ne prétends pas que ces faits pourraient être présentés par tous les animaux; mais depuis six mois j'ai vérifié que beaucoup d'animaux à symétrie bilatérale, *munis de deux yeux ou de deux groupes d'yeux et d'un système nerveux ganglionnaire*, annélides, gastéropodes, crustacés, insectes, peuvent présenter des faits presque identiques.

4° Si j'expliquais les tropismes de tous ces animaux, je tiendrai compte certainement du système nerveux, mais *je n'explique pas* les tropismes précisément parce que je ne sais pas ce qui se passe dans ce système nerveux, et je ne crois pas que l'on puisse me reprocher une prudence à cet égard.

Ainsi je me sépare nettement de Loeb, qui assimile un animal supérieur à la tige d'une plante. Dans ce mémoire, j'ai combattu constamment les idées du savant américain, *les explications si simplistes qu'il applique indifféremment à tous les êtres vivants*, et que Nuel, logique en cela, veut étendre même à l'homme.

Je m'étonne qu'on ait pu dire que j'avais été « très influencé par le livre de Nuel sur la vision ». C'est très exagéré : j'ai cherché dans ce livre des arguments contre les explications psychologiques dont j'étais partisan autrefois, et je suis arrivé à abandonner ces explications, sans toutefois en adopter d'autres. Si je me suis affranchi du « galimatias psychologique », je me suis toujours refusé à comprendre le « galimatias » que récemment Piéron a reproché à Nuel (*Revue scientifique*, 18 mars 1905).

J'ajouterai même que *j'ai trouvé plus de vérité dans le galimatias des auteurs psychologistes que dans le galimatias de ceux qui poussent à l'extrême les principes de la nouvelle école en biologie comparée*. Tout se passe comme si les littorines s'orientaient par rapport aux objets qui les entourent, et j'ai indiqué plus haut que c'est Paul Bert, un des auteurs les plus psychologants, qui a reconnu le premier d'une façon nette que certains animaux, comme les daphnies, se déplacent, non pas suivant la direction des rayons lumineux, mais vers les parois plus ou moins éclairées des vases qui les contiennent. On pourrait donc dire avec assez d'exactitude que j'ai été influencé par le travail de P. Bert, et dans ces conditions j'aurais mauvaise grâce à m'associer à Nuel pour critiquer le procédé qu'il a inauguré.

*
* *

Dans ce mémoire, dans les déclarations qui précèdent je dénonce l'erreur que Loeb et consorts commettent en prenant pour des tropismes des actions qui paraissent très complexes. Je crois, avec Claparède, que « les tropismes, qui nous apparaissent comme les actions les plus élémentaires possibles, sont plus compliqués qu'on ne le croit, supposent bien des ressorts cachés » et que « il faut se méfier des mots trop simplificateurs ». J'espère que les faits nouveaux que j'ap-

porte ici aideront *dans la suite* quelque peu à débrouiller cette complexité.

Et, après tout ce que je viens de dire, je crois que je n'ai pas à répondre aux insinuations, celles de Delage par exemple, qui voudraient faire croire que je considère l'homme comme un être à part dans la nature et seul doué de perception et de conscience ; pour m'attribuer cette opinion, ou bien il faut n'avoir pas du tout compris ce que j'ai fait, ou bien il faut vouloir consciemment porter un discrédit sur mes travaux, sachant que les arguments qui touchent à la religion sont ceux qui passionnent le plus les esprits (1).

D'ailleurs, Delage est dans l'erreur lorsqu'il croit que « chez les protozoaires des excitations définies déterminent des réactions déterminées, parfaitement précises, *constantes* et fréquemment adaptatives ». Qu'il lise le récent ouvrage de Jennings (**04**), et il se détrompera à cet égard.

Je ne puis aborder ici la question des « valences motrices », expliquer, de nouveau et plus complètement que je ne l'ai fait, comment Jennings et moi-même nous faisons intervenir les « états physiologiques », les « souvenirs de la matière vivante ». Les *Convoluta roscoffensis*, avec les curieux mouvements synchrones de la marée qui persistent en aquarium, ont montré l'importance des causes passsée vis-à-vis des causes actuelles ; or, l' « intelligence », la « conscience » semble au fond être la résultante d'une foule d'influences passées, non négligeables assurément dans la vie actuelle d'un être. Tout cela m'entraînerait en dehors des limites que je me suis assignées.

*
* *

Mais, pour terminer, je veux dire quelques mots de l'adaptation à des fins des mouvements que j'ai étudiés.

Cette adaptation a été bien exagérée. Souvent, les mouvements des littorines sont loin d'être bien adaptés aux conditions dans les-

(1) C'est ce qu'ont bien compris les premiers évolutionnistes, qui ont, comme le montre Claparède (p. 97), ménagé les susceptibilités religieuses.

quelles ces animaux vivent : il arrive, par exemple, fréquemment que les littorines qui ont acquis, à la suite d'une dessiccation prolongée, une « phototaxie négative » très prononcée, se dirigent vers les ombres portées au-dessus de l'eau et périssent dans les flots. Toutefois, il est bien troublant le fait suivant : une littorine qui se met à ramper à la face inférieure d'un support, la tête en bas, au lieu de se diriger vers les ombres, se met à se diriger vers la lumière ; or, dans la nature, lorsque les littorines sont dans la position renversée, c'est qu'elles sont suspendues à la voûte des anfractuosités obscures des rochers, anfractuosités qu'elles doivent quitter pour ne point être submergées par les flots.

Je terminerai sur ceci, montrant ainsi combien il reste encore à travailler dans la question des tropismes. Il y a encore beaucoup de faits nouveaux à trouver ; *plus tard seulement* on cherchera les explications, des explications non finalistes bien entendues. Et je tiens, pour éviter de nouveaux malentendus, à rappeler ici les observations de Giard sur les larves de *Sciara*, observations dégagées de toute conception anthropomorphique ou finaliste, et la déclaration suivante (*Revue des idées*, 15 février 1905): « Tout phénomène de la nature ne devient clair que quand nous connaissons son mécanisme causal. L'introduction de la finalité en biologie est une tendance réactionnaire, fâcheuse et condamnable : elle ne nous avance aucunement dans la connaissance de la nature et nous force à renoncer à la conception de l'unité des lois qui régissent la matière. »

Ce 10 avril 1905.

LITTÉRATURE

I. — Ouvrages et mémoires a lire.

J'ai jugé *inutile* de transcrire ici la bibliographie complète de la question des tropismes et tactismes, car elle est donnée dans les deux ouvrages suivants :

97 et 99. — Davenport (C.-B.). Experimental Morphology. 2 vol., 508 p., New-York (Macmillan).

03. — Radl (E.). Untersuchungen über den phototropismus der tiere, 1 vol., 184 p., Leipzig (Engelmann).

Je préfère indiquer ici les ouvrages et mémoires que je considère comme les plus importants, et dont certains manquent dans les listes précédentes.

69. — Bert (P.). Sur la question de savoir si tous les animaux voient les mêmes rayons que nous. *Arch. de physiologie.*

88. — Loeb (J.). Die orientierung d. tiere gegen das licht (tierischer heliotropismus) (1) *Sitzber. d. phys. med. Ges.*, Würtzburg.

90. — Loeb (J.). Der heliotropismus der tiere u. seine übereinstimmung mit. dem hel. d. pflanzen. 1 vol. 118 p., Würtzburg (Hertz).

93. — Loeb (J.). Uber küntsliche umwandlung positiv heliotropischer tiere in négativ heliotropische und umgekehrt. *Plüger Arch.*, 54.

90. — Willem (V.). De la vision chez les mollusques gastéropodes pulmonés. *Arch. de biol.*, 12.

(1) R. Dubois, qui a été chargé d'une étude sur *l'action de la lumière sur les animaux* dans le récent *Traité de physique biologique* de d'Arsonval, Gariel, Chauveau, Marey (t. II, 1903) avoue le 18 février 1905 (*Société de biologie*, p. 299) qu'il ne connaissait pas ce mémoire, qui a révolutionné la biologie, et, comme il réclamait la priorité pour le mot *héliotropisme*, c'est qu'il ne connaissait pas non plus les deux mémoires de 1890. Je ne crois pas qu'il y ait dans mes bibliographies des lacunes aussi considérables.

99. — Axenfeld (D.). Quelques observations sur la vue des arthropodes. *Arch. ital-Biol.*, 31.

01. — Nagel. Phototaxis, photokinesis und unterschiedsempfindlichkeit. *Bot. Zeitung*, 59 p. 298-99.

01. — Ferronnière (G.). Études biologiques sur les zones supra-littorales de la Loire-Inférieure. *Bull. soc. de sc. nat. de l'ouest de la France*.
(Biologie des animaux littoraux ; bibliographie.)

01. — Mitsukuri (K.). Negative phototaxis and other properties of Littorina as factors in determining its habitat. *Annotationes zoologicae japonenses*, 4 (août).

04. — Jennings (H. S.). Contributions to the study of the behavior of lower organisms. *Carnegie Institution*, 1 vol. 256 p.

04. — Loeb (J.). The control of heliotropic reactions in fresh water crustaceans by chemicals, especially CO^2. *Un California Publ.* 2, 1-3.

II. — Travaux de l'auteur se rapportant aux tropismes.

02 (*a*) Des ondes musculaires, respiratoires et locomotrices. *Bull. Muséum*, p. 96-102.

02 (*b*) Contribution à la psychologie des annélides. *Bull. Inst. psych.*, 317-25.

03 (*a*) Observations biologiques sur les arénicoles. *Bull. Muséum*, p. 62-73.

03 (*b*) Sur les mouvements oscillatoires des *Convoluta roscoffensis*. *C. R. Ac. Sc.*, 12 octobre.

03 (*c*) Les *Convoluta roscoffensis* et la théorie des causes actuelles. *Bull. Muséum*, 352-64.

03 (*d*) A propos d'un mémoire récent sur les *Convoluta Bull. Muséum*, 397-98.

03 (*e*) Actions tropiques de la lumière. *C. R. Soc. Biol.*, 21 novembre.

03 (*f*) Comparaison entre les effets nerveux des rayons de Becquerel et ceux des rayons lumineux. *C. R. Ac. sc.*, 23 novembre.

03 (*g*) Sur le phototropisme des artiozoaires inférieurs. C. *R. Ac. Sc.*, 28 décembre.

03-04. — De l'évolution des connaissances chez les animaux marins littoraux (*Bull. Inst. psych.*). 1 vol., 67 pages (février 1904).

04 (*a*). — Interventions des influences passées dans les mouvements actuels d'un animal. *C. R. Soc. Biol.*, 14 mai.

04 (*b*). — La peur chez les animaux inférieurs. *Bull. Inst. psych.*, p. 381.

04 (*c*). — Les premières lueurs de l'intelligences. *Bull. Inst. psych.*, p. 419-35.

04 (*d*, *e*). — Périodicité vitale des animaux soumis aux oscillations du niveau des hautes mers, oscillations des animaux marins synchrones des mouvements de la marée. *C. R. Ac. Sc.*, 17 et 24 octobre.

04 (*f*, *g*, *h*,). — Mouvements de manège en rapport avec les mouvements de la marée. — Attractions et répulsions dans un champ lumineux. — Influence de la position de l'animal dans l'espace sur ses tropismes. *C. R. Soc. Biol.*, 22, 29 octobre; 5 novembre.

04 (*i*). — L'anhydrobiose et les tropismes. *C. R. Ac. Sc.*, 14 novembre.

04 (*j*). — Théorie nouvelle du phototropisme. *C. R. Ac. Sc.*, 21 novembre.

04 (*k*). — Faits biologiques isolés et faits réunis par une fonction continue. *C.R. Soc. Biol.* 19 novembre.

05 (*a*). — De l'anthropomorphisme en biologie comparée (Réponse à M. R. Dubois). *C. R, Soc. Biol.*, 21 janvier.

05 (*b*). — Les causes actuelles et les causes passées. *Rev. sc.*, 25 mars et 1 avril.

III. — Index des autres ouvrages, mémoires, articles cités.

04. — Anonyme. De la déshydratation dans certains phénomènes biologiques. *Revue des idées*, 15 août 1904.

94. — Binet (A.). Contribution à l'étude du système nerveux sous-intestinal des insectes (*Thèse*) 132 p.

01. — Claparède. Les animaux sont-ils conscients ? *Revue philosophique*, LI.

05. — Drzewina (A.). De la finalité en biologie. *Revue des idées*, 15 février 1905.

92. — Dubois (R.). Anat. et phys. comparée de la pholade dactyle. Paris.

05. — Dubois (R.). La péril physiologique de M. G. Bohn. *C. R. Soc. Biol.*, 4 février.

05. — Dubois (R.). Psychologie et physiologie comparée. *C. R. Soc. Biol.*, 18 mars.

... — France (Anatole.). Le puits de Sainte-Claire.

94. — Giard (A.). L'anhydrobiose. *C. R. Soc. Biol.*, 16 juin.

02. — Giard (A.). Sur l'éthologie de larve *Sciara medullaris*, *C. R. Ac. Sc.*, 26 mai.

93. — Giesbrecht (W.). Mitteilungen über Copepoden, 7 à 9. *Mitt. stat. Neapel.* 1893-95 p. 675-77 (1).

05. — Nageotte (J.). Le neurone et les neurofibrilles. *Revue des idées*, janvier, février.

04. — Nuel. La vision, 1 vol., 376 p. Paris (Doin).

05. — Nuel. De la psycho-physiologie comparée. *C. R. Soc. Biol.*, 25 février.

04. — Sollier. Le langage psychologique. *J. psych. n. path.*, 1 vol., 454-59.

(1) J'ai adopté l'excellente traduction d'un anonyme parue dans les *C. R. de la Société de Biologie* du 18 mars 1905 (La luminosité est-elle un phénomène vital ?).

TABLE DES MATIÈRES

INDEX DES AUTEURS CITÉS

12-4-05. — Tours, imp. E. Arrault et Cie.